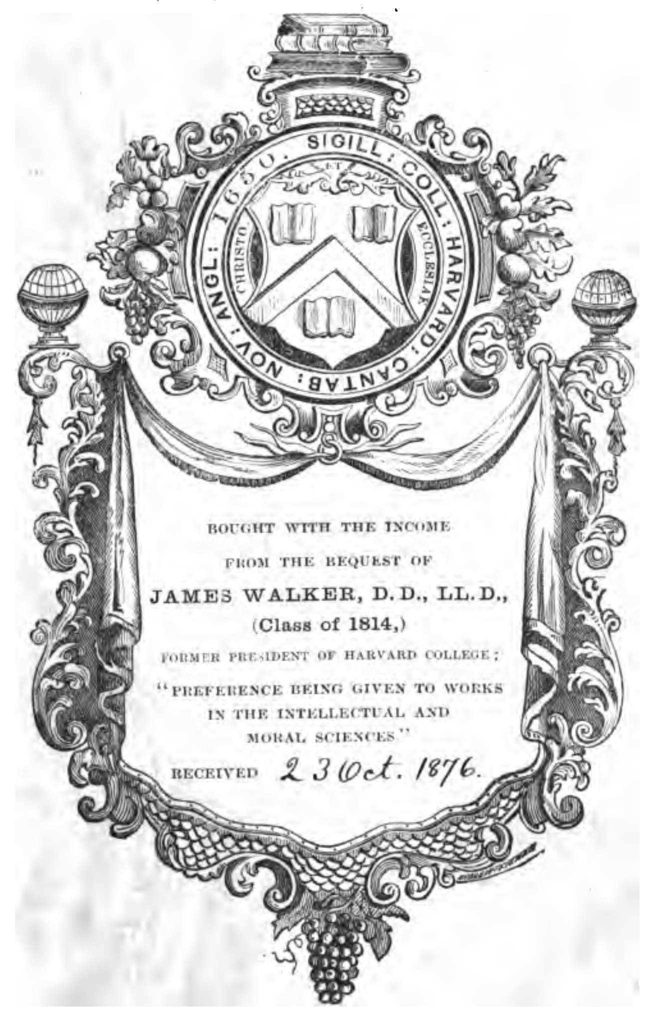
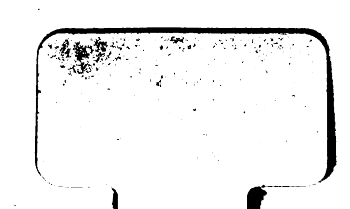

Google


SIGILL : COLL : HARVARD : CANTAB : NOV : ANGL : 1650
CHRISTO ET ECCLESIAE
BOUGHT WITH THE INCOME
FROM THE BEQUEST OF
JAMES WALKER, D.D., LL.D.,
(Class of 1814,)
FORMER PRESIDENT OF HARVARD COLLEGE;
"PREFERENCE BEING GIVEN TO WORKS
IN THE INTELLECTUAL AND
MORAL SCIENCES"
RECEIVED 23 Oct. 1876.



DER URSPRUNG DER WIRBELTHIERE UND DAS PRINCIP DES FUNCTIONSWECHSELS.

GENEALOGISCHE SKIZZEN

VON

ANTON DOHRN.

Motto: Betrachtet, forscht, die Einzelheiten sammelt,
Naturgeheimniss werde nachgestammelt.
GOETHE.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1875.

An

Carl Ernst von Baer.

Als Sie mir vor Jahresfrist Ihre Schrift: „Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere?" übersandten, that es mir sehr leid, dass ich Ihnen nichts Andres darauf antworten konnte, als dass meine Anschauungen über das Problem der Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen sich von allen bisherigen wesentlich unterschieden. Ich fügte noch hinzu, dass ich am meisten mit Geoffroy St. Hilaire dem Aelteren übereinstimmen müsste, der die Insecten auf dem Rücken laufende Wirbelthiere nannte, — wennschon natürlich dieser Ausdruck nur als Andeutung der morphologischen Uebereinstimmung des Rückens der Vertebraten mit dem Bauch der Arthropoden aufzufassen bleibt. Gern hätte ich Ihnen ausführlicher über meine Versuche, das grosse Problem zu lösen, geschrieben, aber die starken Aufregungen und Anstrengungen, die mir aus dem Bau und der Leitung der Zoologischen Station erwuchsen, hatten meine Kräfte so mitgenommen, dass ich selbst die laufende Correspondenz nicht mehr bewältigen konnte, und erst durch eine halbjährige Pause in meiner geistigen und physischen Thätigkeit von Neuem in den Stand ge-

setzt wurde, meine wissenschaftlichen Arbeiten wieder aufzunehmen.

Auf der letzten Seite Ihrer Schrift weisen Sie darauf hin, dass die Entscheidung in der Frage nach der Homologie der Nervencentra in der Entstehungsweise des Oberen Schlundganglion's der Arthropoden gelegen sei und Sie fügen die Frage hinzu, ob meine Arbeiten darüber vielleicht schon Aufklärung gebracht hätten. Ich darf vielleicht annehmen, dass zu dieser Frage das Vorwort in dem 2. Heft meiner kleinen Schriften über Bau und Entwicklung der Arthropoden Anlass gegeben hatte, denn dort hatte ich die erste Andeutung gemacht, wie für mich nicht sowohl die Ascidien als vielmehr die Anneliden die den Wirbelthieren nächststehenden wirbellosen Thiere seien. Die Arbeiten, auf die ich damals anspielte, liegen noch heute theils abgeschlossen, theils unabgeschlossen in meinem Schreibtisch; ich habe bisher weder Zeit noch Lust gehabt, sie drucken zu lassen. Daran hinderte mich, wie gesagt, zum Theil der Bau und die Organisation der Zoologischen Station, zum Theil aber auch die Meinung, dass es ebensosehr wie auf neue mikroskopische Beobachtungen auch auf klare Fragstellungen zur Bewältigung der grossen genealogischen Probleme ankäme und dass die Frage nach dem Ursprung der Wirbelthiere trotz aller Errungenschaften der Technik durch Immersionssysteme, Ueberosmiumsäure, Längs- und Querschnitte doch nicht endgiltig gelöst werden könne, wenn es nicht gelänge, durch eine neue Begriffskritik und Begriffsbildung die Tradition zu verlassen und einer neuen Entwicklung die Wege zu ebnen.

Dieser Ueberzeugung ist es zuzuschreiben, wenn ich vor einer Reihe von Jahren den Versuch machte, in der Arbeit „Geschichte des Krebsstammes, nach palaeontologischen, ana-

tomischen und embryologischen Quellen", ein Bild zu entwerfen von der vermuthlichen Geschichte des Krebsstammes, und dadurch zugleich von der Art und Weise, wie sich mir die genealogischen Probleme concret darstellten. Ob und wie weit dieser Versuch gelungen oder misslungen, ist vorderhand gleichgiltig; er hatte aber für mich zur Folge, dass ich zum Nachdenken über das Problem der Wirbelthier-Abstammung gebracht ward und schon gegen Ende des Jahres 1867 die Ueberzeugung gewann, die Wirbelthiere stammten von Annelidenartigen Geschöpfen ab. Sehr rasch entwickelte sich in mir gleichfalls infolge der Untersuchungen über die Krebsgeschichte die andre, der Tradition entgegenstehende Auffassung von der schrankenlosen Wirksamkeit der Degeneration innerhalb des Thierreichs, so dass ich sehr bald nach dem Erscheinen der Kowalevsky'schen Arbeiten über die Embryologie des *Amphioxus* und der *Ascidien* die Ueberzeugung gewann, welche im zweiten Abschnitt dieser Schrift enthalten ist.

Es ist begreiflich, dass mich diese Anschauungen dahin brachten, fast alle morphologischen Probleme mit andern Augen anzusehen, als sie selbst von den eifrigsten Anhängern der Darwin'schen Theorie betrachtet wurden. Ein voreiliger Versuch, diese Abweichungen darzulegen, überlebte glücklicherweise nicht das Embryonal-Stadium; an seine Stelle aber trat ein scheinbar weit ab liegendes Unternehmen: die Gründung der Zoologischen Station. Die wissenschaftlichen Motive, die mich zu diesem Unternehmen trieben, waren eine unmittelbare Frucht meines Nachdenkens über die genealogischen Probleme. Es ward mir klar, dass die stark vernachlässigten Studien über die Lebensweise der Thiere, besonders unsre fast gänzliche Unwissenheit über das Thun und Treiben der See-

thiere, jeden consequenten Schritt nach vorwärts auf dem methodisch richtigen Wege genealogischer Untersuchungen lähmen müssten. Ich hatte hinreichend erfahren, wie schwierig embryologische Untersuchungen am Meere sind, wenn man ohne Aquarien zu arbeiten hat, und ich fühlte endlich sehr empfindlich den Mangel physiologischer Untersuchungen an Seethieren. All das habe ich in der kleinen Schrift ausgesprochen, die im Jahre 1872 in den Preussischen Jahrbüchern erschien*), der ich es zum grossen Theil zu danken habe, dass meine Bemühungen von vielen Seiten so bereitwillig gefördert wurden, so dass ich nach der verhältnissmässig kurzen Periode von 3—4 Jahren rein praktischer Thätigkeit jetzt wieder die Hand an die theoretischen Studien und Speculationen legen konnte.

In der Zwischenzeit hatte ich, soweit es mir möglich war, die Untersuchungen verfolgt, die von andrer Seite ausgingen, hatte auch mit mehreren meiner Freunde über meine Auffassung gesprochen.

Da erhielt ich im Februar 1874 Ihre Schrift über die Frage nach der Wirbelthier-Natur der Ascidien und stiess auf folgende Stelle auf Seite 7:

„Die Entdeckung besteht darin", sagt Darwin, „dass die Larven der Ascidien den Wirbelthieren verwandt sind und zwar in der Weise ihrer Entwicklung, in der relativen Lage ihres Nervensystemes und in dem Besitze eines Gebildes, welches der *Chorda dorsalis* der Wirbelthiere gleicht. Dürfen wir uns nun auf die Embryologie verlassen, welche sich als der

*) Der gegenwärtige Stand der Zoologie und die Gründung Zoologischer Stationen.

sicherste Führer bei der Classification erwiesen hat, so scheint hiernach, als hätten wir endlich den Schlüssel zu einer Quelle gefunden, aus welcher die Wirbelthiere herstammen. Wir würden danach zu der Annahme berechtigt sein, dass in einer äusserst frühen Periode eine Gruppe von Thieren existirte, in vielen Beziehungen den Larven unserer jetzt lebenden Ascidien ähnlich, welche in zwei grosse Zweige auseinanderging; von diesen ging der eine in der Entwicklung zurück und brachte die jetzige Classe der Ascidien hervor, während der andre sich zu der Krone und Spitze des ganzen Thierreichs erhob, dadurch dass er die Wirbelthiere entstehen liess". (Darwin, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl, übers. von V. Carus, Bd. I. S. 179 und 180.)

„Die Hypothese ist doch biegsam!" setzen Sie ironisch hinzu, „nach dem gewöhnlichen Raisonnement ist das, was sich sehr früh in der Entwicklung zeigt, das Erbtheil von den frühesten Ahnen. *Darnach müssten die Ascidien von den Wirbelthieren abstammen und nicht umgekehrt.* Aber es war nöthig, die Abstammung der Wirbelthiere aus den niederen Formen zu zeigen. Einem solchen Bedürfnisse zu gefallen, urtheilt man auch wohl einmal umgekehrt. Diesen Unternehmungen ist es auch wohl zuzuschreiben, dass in der neuen Auflage von Gegenbaur's geistreicher vergleichenden Anatomie die Tunicaten, die in der ersten Auflage noch unter den Mollusken standen, zu den Würmern verwiesen sind. Warum das geschehen musste, ist mir nicht ganz klar, doch sehe ich sie hier lieber, als unter den Wirbelthieren".

Sie können denken, wie sehr es mich interessirte, den von mir gesperrt gedruckten Satz in Ihrer Schrift zu lesen. Ich hatte das oft genug ausgesprochen, war aber damit abgewiesen worden, so dass ich aufhörte, überhaupt von meinen ab-

weichenden Meinungen weiter zu sprechen. Darwin selbst folgt in der oben angeführten Stelle der Autorität Haeckel's, was er ja auch in dem Vorwort seines Buches über die Abstammung des Menschen ausdrücklich und in der ihn so auszeichnenden, anspruchslosen Weise zugiebt, die mich immer an das erinnert, was Faust zu Chiron sagt:

„Du bist der wahre grosse Mann,
„Der Lobeswort nicht hören kann;
„Er sucht bescheiden auszuweichen,
„Und thut, als gäb' es seines Gleichen."

Sie werden nun überrascht sein, in dieser Schrift allen Ernstes den Beweis versucht zu sehen, dass die Ascidien von den Wirbelthieren abstammen, nicht umgekehrt, und dass die Vorfahren der Wirbelthiere Anneliden sind. Und doch glaube ich, wird Ihnen diese Lösung des Problems, wenn Sie diese Schrift überhaupt als eine Lösung anerkennen, sympathischer sein, als der Versuch, Ascidienlarven zu unsern Vorfahren zu stempeln. Warum? Das ist freilich nicht so leicht zu sagen. Aber einmal scheint mir in den Erörterungen des letzten Abschnittes meiner Schrift ein Thema angeschlagen zu sein, das wohl noch mannigfache Aus- und Umbildungen zu gewärtigen und zu einer Reihe neuer Einsichten zu führen hat, deren vornehmste in der Feststellung des Begriffs der Vervollkommnungsfähigkeit bestehen wird. Dann glaube ich, dass durch den Nachweis der Vervollkommnungsfähigkeit der Anneliden, der Vervollkommnungs-Unfähigkeit der Ascidien aber, auch gewisse metaphysische Bedürfnisse des menschlichen Geistes zu befriedigen sein werden, die nun doch einmal ebenso reale Existenz haben, wie irgend welche andern, und die eine starke Unbefriedigung empfinden mussten durch die Erhebung der Ascidienlarven zu den Urvätern der Menschen. Und

schliesslich erlaubt die hier durchgeführte Ansicht viel eher eine unmittelbare Fortsetzung aus dem Organischen in das Psychische, als die frühere, — und das ist ja wohl auch kein Geringes. In der psychischen Welt haben wir längst, wenn auch keine Definition, so doch eine Ahnung und Intuition des Begriffs der Vervollkommnungsfähigkeit. Welcher Pädagog von einigem Scharfblick wüsste nicht frühzeitig zu erkennen, wer unter seinen Zöglingen Aussicht auf bedeutendere Leistungen gewährt, wer nicht? Beruht nicht alles wirkliche Erziehen wesentlich auf einer halb bewussten, halb unbewussten Anwendung des Princips des Functionswechsels? Wer aber hat je aus einem beschränkten, in Empfindungen und Begriffen eingeengten Kinde einen bedeutenden Mann hervorgehen sehen? Man kann wohl viele Fälle aufführen, dass begabte Kinder schliesslich doch nichts geleistet haben, aber das wird an den Situationen gelegen haben, in die sie das Leben geführt hat, deren Ermittlung und Rückführung auf Principien daher die andre Seite der Begriffs-Entwicklung bilden wird, von der die letzte Seite meiner Schrift handelt. Und wie die individuelle psychische Existenz in ähnlicher Weise sich entwickelt wie die organische, wie beide durch ein Princip geleitet werden, so untersteht auch wohl die logische Entwicklung diesem selben Princip, was die Geschichte der Entdeckungen und Erfindungen, die Geschichte der Wissenschaften und Künste oft und eindringlich genug zu lehren scheint.

Diese Betrachtung aber führt mich durch eine naheliegende Ideen-Association unmittelbar zu der Geschichte derjenigen Wissenschaft, von der diese Schrift handelt, und zu der mächtigen Entwicklung, die Ihr Leben und Arbeiten in derselben hervorgerufen hat. Mit vollstem Recht sagt das kürzlich erschienene englische Handbuch der Embryologie,

dass fast all die Arbeit, die seit dem Erscheinen Ihres Werkes im Jahre 1828 bis zur Gegenwart in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere geleistet worden, wenig mehr sei, als eine mit gelegentlichen Verbesserungen versehene Ausdehnung Ihrer Beobachtungen (Foster & Balfour, Elements of Embryology p. 5). Und ebenso ruht ein halbes Jahrhundert der morphologischen Wissenschaft auf dem von Ihnen und Cuvier fast gleichzeitig geschaffenen, aber so verschieden motivirten Begriffe des Typus. Dass Sie also nicht gleichgiltig zusehen konnten, wie die Lehre, die Sie mit begründet hatten, zerstört, wie die Waffen, die Sie geschmiedet und geschärft, gegen das Gesetz von der Beharrlichkeit des Typus gerichtet wurden, das Ihnen und nach Ihnen vielen Jahrzehnten als ein Letztes gegolten, das darf billiger Weise nicht Wunder nehmen. Und so habe ich Ihre oben erwähnte Schrift als den Protest der Lehre von den thierischen Typen gegen die Lehre von der schrankenlosen, unbedingten Umwandlung der Organismen angesehen, und habe sie mit doppelter Ehrfurcht gelesen, vor dem Manne, der nach einem halben Jahrhundert noch das grosse Werk seiner Jugend fest und sicher vertheidigt, und vor der Lehre, die uns Jüngere von zwei Generationen dahin getragen hat, wo wir heute stehen.

Und doch muss ich mir sagen, dass die Schrift, die ich Ihnen mit diesem Begleitschreiben überreiche, der Lehre von den Typen schroffer zu widersprechen scheint, als irgend eine frühere. Versucht sie doch den Beweis zu führen, dass durch Umwandlung aus dem Typus der Gliederwürmer die Wirbelthiere entstanden sind, und dass die bisher und noch in Ihrer letzten Schrift zu den Mollusken gerechneten Tunicaten durch Degeneration aus den Wirbelthieren hervorgegangen sind. Aber doch und gerade wegen dieses letzten Nachweises

hoffe ich, dass auch Sie dieser Wendung der Dinge eher zustimmen werden, als der früheren Lehre. Den Grund dieser Hoffnung entnehme ich aus dem Vortrage, den Sie im Januar 1834 in *Königsberg* gehalten und im Jahre 1864 neu herausgegeben haben, betitelt: „Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwicklung", dessen Grundgedanke durch alle Ihre Schriften hindurch zu erkennen ist, der eben auch in einem gewissen Widerspruch zu der Lehre von der unbedingten Umwandlungsfähigkeit aller Organismen und in starkem Gegensatz zu der Annahme stand, aus amphioxus- und ascidienähnlichen Geschöpfen hätte sich der Mensch hervorbilden können. Diesen Gegensatz und diesen Widerspruch habe ich schon vor einer Reihe von Jahren, als ich schon ein ebenso überzeugter Anhänger der Darwin'schen Lehre war, wie jetzt, in persönlichem Umgange mit bedeutenden Physikern kennen und seine Berechtigung begreifen gelernt. Ja, der Begriff der Vervollkommnungsfähigkeit, dessen zukünftige Gestaltung ein nothwendiges Postulat der vorliegenden Schrift geworden ist, trat mir zuerst durch diesen Umgang in Gesprächen mit meinem Lehrer und Freunde, Professor Snell in *Jena*, entgegen, dessen kleine Schrift: „Die Schöpfung des Menschen" neben vielen, im Einzelnen nicht haltbaren Ansichten den Gedanken entwickelt, das ganze Thierreich bestünde aus einem perfectibeln Grundstamme, der auf den Menschen zu strebt, während auf diesem Wege von allen Punkten aus ein Abfall, eine Degeneration stattfände, welcher die übrigen existirenden und ausgestorbenen Geschöpfe ihr Dasein verdankten. Diesen Gedanken halte ich in gewisser Weise für vollkommen wahr, aber auch für verträglich mit der Theorie der Natürlichen Züchtung, wie sie von Darwin selber gehalten wird, trotzdem ich anfänglich dies einzusehen nicht im Stande

war. Vorurtheilfreies Nachdenken und die Ergebnisse meiner eignen Fachstudien haben mich schliesslich dazu gebracht, eine sehr ähnliche Ansicht vom Entwicklungsgang der organischen Welt zu fassen und einen Theil derselben hier darzulegen. —

Es wäre nun wohl passend, wenn ich an dieser Stelle, einem herkömmlichen und berechtigten Gebrauche gemäss, einen Rückblick auf den Weg der Forschung würfe und Rechenschaft darüber ablegte, von wo und von wem ich die einzelnen Bausteine entlehnt habe, die in dieser Schrift neu zusammengefügt sind. Aber ich könnte und müsste dann wohl einen grossen Theil der zoologischen Literatur aufführen, die mir zu dienen und auf meine vielen Fragen viele Antworten zu geben hatte. Nur das möchte ich nicht versäumen, darauf hinzuweisen, wie Andeutungen mancher in dieser Schrift bestimmt ausgesprochener Anschauungen sich schon früher hier und da gezeigt haben. Ich spreche dabei geflissentlich nicht von der Zeit, wo der Gedanke der *Unité de composition organique* in Frankreich und die naturphilosophische Schule in Deutschland herrschte, sondern von der jüngsten Vergangenheit.

In seinem Buche: „Vom Baue des thierischen Körpers“ spricht Leydig sehr bestimmt seine Meinung dahin aus, dass er die Wirbelthiere als aus Arthropoden hervorgegangen ansähe, und bei dem Vergleiche des Nervensystems beider Thiergruppen sagt dieser competenteste aller Beurtheiler, dass wenn man sich das Gehirn der Wirbelthiere etwa zwischen den Crura Cerebri vom Schlunde durchbohrt dächte, es leicht wäre, eine nahe Verwandtschaft mit dem oberen und unteren Schlundganglion der Gliederthiere zu erkennen.

Kowalevsky, der eigentliche Urheber der Ascidien-Abstammungslehre, macht darauf aufmerksam, dass die von

Leydig und Claparède beschriebenen „riesigen Röhrenfasern“ im Bauchmark der Anneliden aus dem mittleren Keimblatte stammten und vielleicht der Chorda dorsalis zu homologisiren seien.

Schliesslich habe ich noch des bedeutendsten Versuches zu gedenken, der in diesem Sinne gemacht ist, von Professor Semper in seiner kürzlich veröffentlichten, von mehreren vorläufigen Mittheilungen angezeigten Schrift „Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen“. Prof. Semper ist bei Untersuchung von Haifisch-Embryonen auf die Entstehung der Niere und der Geschlechtswege aus deutlichen und von einander getrennten Segmental-Organ-ähnlichen Canälen gestossen, und erkennt darin sofort und mit Recht die deutlichsten Anzeichen der Abstammung der Haifische von Anneliden. Derselbe Fund war mir schon aus brieflicher Mittheilung meines Freundes Mr. Balfour bekannt geworden, dessen Untersuchungen in der Zoologischen Station gemacht waren. Ueber die Tragweite dieser Untersuchungen enthielt sich der englische Naturforscher vorläufig der Meinung.

Prof. Semper hat seine Entdeckung nach mehreren Seiten verfolgt und immer weitere Bestätigungen seiner ursprünglichen Beobachtungen gesammelt, die uns demnächst in einer grösseren Schrift, „Das Urogenital-System der höheren Wirbelthiere erklärt durch das der Plagiostomen“, mitgetheilt werden sollen. Die Resultate dieser angezeigten Schrift liegen bereits in vorläufiger Mittheilung vor. Ihre speculativ-theoretische Ausbeutung weicht indess in vielen, und gerade in den wesentlichsten Punkten von dem Inhalte der nachfolgenden Blätter so sehr ab, dass ich darauf verzichte, sie in ihre Einzelheiten zu verfolgen. Wie gross die Verschiedenheit ist,

geht daraus hervor, dass Prof. Semper nicht nur die *Ascidien*, sondern auch den *Amphioxus* völlig von den Vertebraten trennt, und sie aus *Protomollusken* hervorgehen lässt, andrerseits aber den Gedanken Schneider's wieder aufnimmt, wonach aus Commissuren des *N. hypoglossus* und *trigeminus* eine Art Schlundring für Wirbelthiere gebildet würde. — —

Und somit sei denn diese Schrift Ihrer Theilnahme empfohlen! Schon einmal haben Sie mir dieselbe in so hohem Masse bewiesen, als ich Ihnen meine Absicht mittheilte, die Zoologische Station zu errichten. Die anfängliche Ungläubigkeit, die Sie meinen damaligen Briefen entgegensetzten, stützte sich auf Ihr klares Ueberblicken der grossen Schwierigkeiten, denen mein Unternehmen begegnen musste, Schwierigkeiten, wie sie dem Erfahrenen viel rascher und bestimmter sich zeigen, als dem Unerfahrenen, der wohl das Ziel, aber nicht den Weg zum Ziel klar vor Augen hat. Später aber, als das Unternehmen vorschritt, haben Sie es nicht nur rückhaltlos anerkannt, sondern auf das Thatkräftigste unterstützt.

Vielleicht begegnet diese Schrift bei Ihnen derselben Ungläubigkeit; vielleicht halten Sie diese theoretisch-wissenschaftliche Unternehmung für noch gefahrvoller, als die praktisch-wissenschaftliche.

Ich muss es mir gefallen lassen.

Wenn Sie aber doch Wahrheit in ihr finden sollten, so lassen Sie mich gleich von vornherein es aussprechen, dass ich nur nach einer Wahrheit gestrebt habe, nach dem Goetheschen Wort:

„Was fruchtbar ist, allein ist wahr".

An der Hervorbringung solcher Wahrheit möchte ich gearbeitet haben, und wenn diese Schrift nach 10 oder 20 Jahren als veraltet bei Seite geworfen, der Begriff des Functions-

wechsels aber in neue Begriffe zerlegt und entwickelt, die Gesetze der Degeneration erkannt und neue Principien für die Vervollkommnung der Organismen gewonnen sein werden, dann will ich nicht traurig sein, wenn auch im Uebrigen kein Fünkchen Wahrheit mehr in meiner Arbeit gefunden werden sollte, und ihre werthvollste Seite diejenige bleibt, auf welcher Ihr Name steht.

Neapel, Januar 1875.

Anton Dohrn.

I.

Genealogischer Zusammenhang der Anneliden und Wirbelthiere.

Betrachtet man die ersten Stadien der Embryonalbildung eines Wirbelthiers, z. B. eines Knochenfisches, so kann man sich nur schwer dem Gedanken entziehen, dass man es mit einem in eine grosse Zahl von Segmenten gegliederten Geschöpf zu thun habe. Die sogenannten Urwirbel erscheinen als ebenso viel Segmente oder Metameren, und blickt man früh genug auf die Structur des Nervensystems, so gewahrt man deutlich 8—9 Segmente in der Gegend des vierten Ventrikels, der Rautengrube. Beide Bildungen sind principiell in nichts von der früh auftretenden Gliederung eines Insecten-Embryos zu unterscheiden. Im Speciellen freilich giebt es so reichliche Unterschiede, dass es eben bisher nirgends versucht wurde, diese Unterschiede als secundäre zu betrachten und über sie hinweg die Uebereinstimmung beider Embryonen zu betonen.

Was am meisten einer solchen Vergleichung im Wege stand, war die Anschauung, dass das Nervensystem der Gliederthiere am Bauche derselben gelegen sei, bei den Wirbelthieren aber am Rücken, bei jenen daher Bauchmark, bei diesen Rückenmark heisst. Hätte man diese Bezeichnung Rücken und Bauch nicht gehabt, so wäre die Vergleichung schon wesentlich leichter gewesen und man würde vor Allem bei den Embryonen beider Thierkreise gleich von vornherein auf eine grosse Aehnlichkeit gestossen sein: auf die Lagerung des Nervensystems an der convexen Seite des Embryoleibes. Mit

dieser Aehnlichkeit geht Hand in Hand eine weitere: das Vorhandensein einer stark convexen Umbiegung des Vordertheils des Nervensystems, also dort des oberen Schlundganglions, hier des Grosshirns und seiner anliegenden Theile. Man würde ferner grosse Aehnlichkeit in der Art der Schliessung des Embryonalleibes in beiden Thierkreisen beobachtet haben, nämlich: an der dem Nervensystem entgegengesetzten Körperseite, wo bei Insecten sich gleichfalls eine Art von Nabel herstellt. Und hätte man die Vergleichung noch weiter getrieben, so würde man noch eine Reihe weiterer Uebereinstimmungen in dieser Beziehung entdeckt haben.

Statt dessen hiess es: diese Aehnlichkeiten sind eben nur analoge, nicht homologe Zustände, und die Ansicht, dass die Lagerung des Nervensystems bei den Vertebraten jeden Versuch einer Homologisirung mit dem der Arthropoden und Anneliden ausschliesse, sobald dieser Vergleich das Bauchmark mit dem Rückenmark, nicht etwa bloss das obere Schlundganglion mit irgend einem vielleicht entsprechenden Theile des Gehirns betreffen solle, hat bis jetzt fast jeden Versuch gegentheiliger Auffassung verdrängt.

Diese Ansicht ist aber in der That in dem Augenblick hinfällig, wo es gelingt, einem viel schärfer gefassten Einwurf zu begegnen, den ich mir selbst bei dem Versuch solcher Homologisirung machte.

Wenn die Wirbelthiere von Anneliden-artigen Vorfahren abstammen, so muss es einmal eine Zeit gegeben haben, in der sie auch wie jene den Schlundring besassen, — denn in dem Vorhandensein dieser Bildung des Nervensystems beruht der stärkste Unterschied beider Thiergruppen. Der Schlundring allein macht bei den Anneliden die Nervenseite zum Bauch, und sein Fehlen die Nervenseite der Wirbelthiere zum Rücken. Hätten wir Wirbelthiere, deren Oesophagus zwischen Gehirn und Rückenmark etwa im Nacken in eine Mundöffnuug ausmündete, so würden sie wahrscheinlich auf dem Rücken laufen, fliegen oder schwimmen, weil sie so ihre Nahrung leichter

finden und fassen könnten, und man würde dann eben diesen Rücken Bauch nennen, — worauf schliesslich also ein morphologischer Unterschied schwerlich zu gründen wäre.

Dass also die Vorfahren der Wirbelthiere den Schlundring besessen haben mussten, ward das Punctum saliens aller Beweisführung, sollte die Homologie ihres Baues mit dem der Annulaten erwiesen werden, und ich begann darauf hin meine Untersuchungen an Insecten-Embryonen einerseits und an Fisch-Embryonen andererseits.

Die erste Hypothese, mit der ich mich beschäftigte, bot mir die Natur der *Hypophysis cerebri*. In ihr, in der die meisten Embryologen damals eine Ausstülpung des Darmcanals gegen die Basis cerebri hin zu erkennen glaubten, vermuthete ich den letzten Ueberrest einer frühern Verbindung des Darms mit einem zu Grunde gegangenen Oesophagus, dessen Ausmündung zwischen den *Crura cerebri* gelegen haben müsste. Ich bat im Winter 1868 meinen damaligen Reisegefährten Miclucho-Maclay, seine Untersuchungen an Haifisch-Schädeln mit einem solchen Gesichtspunkte auszuführen. Wir fanden aber keinerlei Bestätigung meiner Vermuthung. Ich gab dieselbe später auf, weil es mir bei weiteren Untersuchungen und strengerem Vergleiche gelang, eine andere Hypothese zu finden, die sehr viel mehr Wahrscheinlichkeit bot. Und diese Hypothese, an der ich noch heute festhalte, ist die folgende.

Die ursprüngliche Mundöffnung der Wirbelthiere lag zwischen den *Crura cerebelli*, oder genauer gesprochen, in der *Fossa rhomboidea*. Eine oesophagusartige Einstülpung senkte sich von dieser Stelle aus nach innen gegen den Mitteldarm hin, um sich in der Weise des Vorderdarms der Insecten-Embryonen mit dem Mitteldarm zu verbinden, und die Vereinigung der einzelnen Hohlräume des gesammten Darmcanals herzustellen. Diese Mundöffnung und der von ihr ausgehende Oesophagus waren homolog mit den gleichen Organen der heutigen Arthropoden und Anneliden.

Dass sie zu Grunde gingen und fast völlig verschwanden (— wie wir an dieser Stelle einmal annehmen wollen —), konnte nur dann begriffen werden, wenn sich wahrscheinlich machen liess, dass ein neuer Mund entstanden sei, der für die Oeconomie des Thieres grössere Vortheile geboten und allmälig den alten überflüssig gemacht habe.

Als einen solchen neuen Mund betrachte ich nun in der That die gegenwärtige Mundöffnung der Wirbelthiere. Diese Auffassung lässt sich durch eine Reihe von Gründen unterstützen. In erster Reihe steht das Factum, dass sie in der embryonalen Entwickelung so ausserordentlich spät entsteht. Der Embryonalleib eines Wirbelthiers ist fast vollständig ausgebildet, alle grossen Organsysteme bestehen bereits, die Circulation vollzieht sich schon, — und noch immer besitzt der Embryo keine Mundöffnung. Dies ist ziemlich auffallend, wenn wir in Betracht ziehen, dass bei den meisten anderen Thierclassen sich die Mundeinstülpung sehr frühzeitig ausbildet, — wie es eben auch begreiflich ist, nach den bisherigen Grundsätzen des ontogenetischen Recapitulirens phylogenetischer Vorgänge. Der Mund, d. h. die Eingangsöffnung für alle assimilirbaren Stoffe, ist eigentlich das Grundorgan, — wenn man es überhaupt ein Organ nennen will — und als solches müsste es auch in der Entwicklung des Individuums sehr frühzeitig entstehen, wenn nicht besondre Gründe eine Abweichung verursachen. Dass solche Abweichungen vorkommen, ist zweifellos, — aber dass es, wie bei den Wirbelthieren durchgehends geschieht, zur Bildung der Mundöffnung erst in so vorgeschrittenem Entwicklungs-Stadium kommt, das ist ein Factum, welches man nicht als eine unwesentliche Abweichung vom Normalen betrachten darf.

Zu diesem Argument, das von dem Zeitpunkt der Bildung des Mundes genommen ist, gesellt sich ein nicht weniger einflussreiches, das die Lage desselben angeht. Die Mundöffnung entsteht nicht an der Stelle des Körpers, wo sie bei der weitaus grössten Mehrzahl der Wirbelthiere später sich findet, sondern

sie bildet sich viel weiter rückwärts und schiebt sich erst später nach vorn. Nur bei den Selachiern und den Ganoïden bleibt sie an der ursprünglichen Bildungsstelle bestehen, — und gerade an diesen Thieren kann man auch durch unbefangenes Betrachten am klarsten ihre eigentliche Natur begreifen.

Es ist nämlich mehr als wahrscheinlich, dass die Mundöffnung der Wirbelthiere homodynam ist mit den Kiemenspalten. Sie wird wie diese von einem Schlundbogen-Paare begrenzt, sie liegt dicht vor dem ersten Paar der Kiemenspalten, sie entsteht gleichzeitig mit ihnen im Embryo, sie öffnet sich wie diese in einen Abschnitt des Darmcanals. Blickt man die Bauchseite irgend eines Rochen an, so muss man betroffen sein von der Aehnlichkeit des Mundes mit den Kiemenspalten, deren je zwei gegenüberliegende durch ihre Vereinigung in der Mittellinie dem Munde völlig gleichwerthig sein würden. Auch die spätere Bewaffnung des Mundes findet sich in ähnlicher Weise an den Kiemenspalten wieder, und es ist bekannt, — worauf ich noch ausführlicher zurückkommen werde, — dass die Kieferbögen ähnlich wie die Schlundbögen zur Anheftung von Kiemen gedient haben, — dass also auch hier die durchgreifendste Verwandtschaft zwischen beiden Bildungen besteht.

Gewinnt durch diese Erwägungen die Annahme Wahrscheinlichkeit, dass die gegenwärtige Mundöffnung der Wirbelthiere einstmals als Kiemenspalte existirt und functionirt habe, so wird es begreiflich erstens: dass, ehe diese Kiemenspalte zur Mundöffnung wurde, ein andrer Mund für die damals lebenden Vorfahren der heutigen Vertebraten existiren musste; zweitens: dass eine Zeit lang in der Entwicklungsreihe dieser Vorfahren Formen bestanden, die sowohl mit dem alten Munde, als auch mittelst der Kiemenspalten Nahrung aufnahmen; drittens: dass die Kiemenspalten einen Vorzug vor der alten Mundöffnung gewannen und sie schliesslich ganz verdrängten.

So treiben alle diese Betrachtungen zu der Annahme, dass einstmals die Vorfahren der Wirbelthiere einen Schlundring besassen. Vergleicht man nun das Central-Nervensystem eines

Arthropoden, z. B. einer Ameise mit dem Central-Nervensystem eines Knochenfisch-Embryo (in den Stadien, wo die Hemisphären noch als ganz kleine secundäre Bildungen vorhanden sind, so braucht man nur den Schlund des Insects sich wegzudenken, etwa an die Rückenseite desselben zu verlegen, um eine sehr ähnliche Lagerung und ähnliche Proportionen beider Nervensysteme zu gewinnen. Die Durchtrittsstelle des Oesophagus zwischen den Commissuren, welche das obere Schlundganglion mit dem unteren verbinden, würde dann der Rautengrube des Fisch-Embryo entsprechen, und die 8—9 Ganglien-Anschwellungen, welche z. B. an dem Embryo von *Perca fluviatilis* auf das Schönste zu erkennen sind, liessen sich den Ganglien des Bauchmarks gleichsetzen. Wie diese Ganglien-Anschwellungen später zu dem verlängerten Mark verschmelzen und als Anschwellungen äusserlich gänzlich verschwinden, so lässt sich annehmen, dass der ganze übrige Theil des Rückenmarks ursprünglich auch aus Anschwellungen bestanden habe, deren jede einem Spinal-Nervenpaare den Ursprung gab, dass aber im Laufe der Zeit diese Anschwellungen verschwanden und nicht einmal mehr im Embryo angedeutet werden.

Diese Hypothese macht uns das Bestehen der Rautengrube überhaupt erst verständlich. Bisher hat man nur selten Verwunderung darüber ausgedrückt, dass mitten im Central-Nervensystem der Wirbelthier-Embryonen eine so merkwürdige Vertiefung existirt, die in den ersten Stadien am weitesten klafft und erst allmälig sich verengert. Das Warum? und Weil! dieses Zustandes ist bisher niemals erörtert worden, und doch ist die Thatsache auffallend genug. Versuchen wir aber aus den Schicksalen, welche die Rautengrube von ihrem ersten Auftreten im Embryo an erleidet, auf die Umstände zurückzuschliessen, welche nicht mehr durch die Embryonal-Entwicklung recapitulirt werden, so wird uns die obige Hypothese noch annehmbarer erscheinen. Vom ersten Auftreten an erleidet die Rautengrube eine Verminderung ihrer Dimensionen

durch die fortschreitende Verkürzung der sie begrenzenden Theile des Nervensystems. Ebenso nimmt auch die anfänglich sehr dünne Wandung des Nervenrohrs, welche ihren Grund abschliesst, an Dicke allmälig zu, die oben erwähnten Ganglien-Anschwellungen der späteren Medulla oblongata verstreichen immer mehr, kurz die ganze Partie des Nervensystems, Ventrikel und Wandungen des Ventrikels schieben sich immer mehr nach vorn zusammen, um ein integrirender Theil des gewaltigen Centralgebildes zu werden, das wir mit dem Gesammtnamen *Gehirn* belegen. Stellen wir uns nun einmal vor, es gebe Wirbelthiere, deren Entwicklung so verkürzt wäre, dass schon im Embryo Rautengrube und Medulla oblongata in der definitiven Gestalt erschienen, so würden wir Mühe haben, ihre Bildungsprocesse zu erschliessen. So könnten wir aber nun auch einmal versuchen, den Zustand, in welchem Medulla oblongata und Rautengrube in den Embryonen der Wirbelthiere in frühen Stadien wirklich existiren, als bereits verkürzt und auf frühere Zustände verweisend anzusehen. Solche früheren Zustände könnten wir vielleicht erschliessen, wenn wir den Gang und die Art der Veränderungen, die von den jetzigen frühen Embryonalstadien bis zum fertigen Thiere von den in Rede stehenden Organen durchgemacht werden, über diese frühen Stadien hinaus nach rückwärts wirksam denken, also die Verengerung der Rautengrube und die Verkürzung und Verdickung des verlängerten Marks in ihr Gegentheil verwandeln. Und das brauchte nur in geringem Masse zu geschehen, um aus der Rautengrube einen das Nervensystem durchbrechenden Schlitz zu machen, der von zwei Abschnitten der Crura cerebelli seitlich begrenzt wird, während vor ihm das Gehirn mit Ausschluss des verlängerten Markes, hinter ihm die Ganglienkette des letzteren sich befänden. Und dieser Schlitz wäre dann die Durchtrittsstelle des zu Grunde gegangenen Oesophagus, welcher von der jetzt obliterirten ursprünglichen Mundöffnung seinen Weg gegen den Darm genommen, um sich mit ihm zu einem Rohre

zu vereinen, vielleicht an einer Stelle, die von der später zur Hypophysis cerebri gewordenen Partie nicht gar so entfernt gelegen haben mag.

Fasst man die Urgeschichte des verlängerten Markes so auf, so gewinnt ein anderes anatomisches Factum eine unerwartet günstige Erklärung, nämlich die Herkunft und das Zusammenlaufen der sogenannten Hirnnerven in der Medulla oblongata. In dem Augenblick, wo die Medulla nur mehr als ein Abschnitt des ursprünglichen Bauchmarkes der anneliden-artigen Vorfahren der Wirbelthiere zu betrachten ist, hat man sogar den Nachweis zu verlangen, dass eine bedeutende Zahl von „Spinal“-Nerven von ihr ausgehen, resp. in ihr zusammenlaufen, denn es lässt sich füglich nicht annehmen, dass Bauchmarks-Ganglien bestanden hätten ohne von ihnen ausgehende Nervenstämme. Der Verbreitungsbezirk dieser Nerven hängt ja freilich von ganz anderen Umständen ab, und die bedeutenden Veränderungen, welche vom Anneliden-Stadium der Wirbelthiere bis zu den ersten Amphibien oder gar bis zum Menschen durch den gesammten vorderen Körper-Abschnitt, den wir jetzt Kopf nennen, durchgemacht worden sind, involviren eben auch die grössesten Veränderungen in dem Ausbreitungsbezirk der vom verlängerten Mark ausgehenden Spinal-Nerven.

Lässt man nun aber diesen ursprünglichen Oesophagus mit seiner Mundöffnung zu Grunde gehen, so sind die Umbildungen, die hieraus für das Nervensystem entstehen müssen, fast selbstverständlich, und werden gerade darauf beruhen, dass die Durchtrittsstelle des früheren Oesophagus allmälig ebenso verstreicht, wie die Mundöffnung selber, dass also zuerst die hintere Wandung des Nerven-„Rohres“ sich vollkommen schliesst, und später auch die vordere. Im Embryo der gegenwärtig lebenden Wirbelthiere finden wir nun die hintere Wand von Anfang an bereits geschlossen, die vordere dagegen bleibt lange offen, ihr Schliessungsprocess aber geht langsam vor sich, wie man es leicht an lebenden Embryonen von Fischen beobachten kann, und wird im Wesentlichen von

Bindegewebe bedeckt. Für diese Erscheinungen bietet also die Hypothese, dass der vierte Ventrikel früher als Durchtrittspunkt eines Oesophagus gedient habe, eine Erklärung, die von anderer Seite noch niemals versucht worden ist.

Wenn aber dieser Oesophagus einst bestand und dann zu Grunde ging, so muss er eben einem besser und wirksamer gearteten Mund und Oesophagus gewichen sein. Diesen neuen Mund vermuthet nun meine Hypothese in einem in der Mitte verschmolzenen Kiemenspalten-Paare. Um aber einst ein neuer Mund zu werden, musste dies Kiemenspalten-Paar schon lange gleichzeitig mit dem alten Mund für die Ernährung sorgen, denn nur dadurch, dass sich langsam aus der Kiemenspalte an der Hand ihrer alten Function die neue heranbildete, konnte die letztere schliesslich einen solchen Grad von Ausbildung erlangen, dass sie die ursprüngliche Mundöffnung verdrängte und gänzlich rudimentär werden liess.

Den Kiemenspalten liegt aber heutzutage die Aufgabe ob, das durch den Mund eingeschluckte Wasser behufs der Athmung wieder aus- und an den Kiemen vorbeitreten zu lassen. Man darf also wohl annehmen, dass auch dasjenige Spaltenpaar, das zur Mundöffnung geworden ist, in ähnlicher Weise das Wasser durchtreten liess. Bestanden aber einmal diese Spalten, so konnte auch Wasser eben so gut in sie eintreten, wie es ausgetrieben wurde und es ist nicht schwierig, sich vorzustellen, wie einzelne dieser Spalten vorzüglich fähig wurden, Wasser in den Darm aufzunehmen, andre es wieder austreten zu lassen. Vergrösserten sich nun die Spalten, welche Wasser aufnahmen, so sehr, dass sie an der Mittellinie des Rückens zusammenstiessen, so ward dadurch eben eine grosse directe Communication zwischen Darm und äusserem Medium gewonnen, und dadurch ein Concurrent für den alten Mund geschaffen, der sich allmälig so vervollkommnete, dass die ganze Function der Nahrungsaufnahme auf ihn überging.

An dieser Stelle muss ich nun einer Schwierigkeit gedenken, die nicht gering ist. Wie sollen wir uns nämlich über-

haupt das Zustandekommen der Kiemenspalten denken? So ohne Weiteres entstehen doch keine Löcher in der Körperwand, und noch weniger verbinden sie sich sogleich mit entsprechenden Löchern der Darmwand. Und dadurch, dass man etwa auf den Kiemenkorb der Tunicaten und des Balanoglossus verweist, ist auch nichts gewonnen, denn diese Einrichtungen sind noch viel complicirter und in ihrer Entstehung schwerer verständlich, als die Kiemenspalten der Selachier.

Wir werden auch hier wieder unsre Zuflucht zu dem Princip nehmen müssen, das weiter unten näher besprochen werden soll, zu dem Princip des Functionswechsels, und werden versuchen müssen, die Kiemenspalten und ihre wasserleitende Thätigkeit auf ursprünglichere Functionen zurückzuführen.

Und da bietet sich denn vielleicht die Einrichtung des Wassergefässsystems, und die sogenannten Segmental-Organe der Anneliden als nächste Stufe der Reduction der Kiemenspalten auf frühere Bildungen und Functionen dar. In den Segmental-Organen haben wir bereits die Communication der Leibeshöhle mit dem umgebenden Medium, und das Wassergefässsystem bietet uns die beste Analogie eines Röhrensystems, welches Wasser aufnimmt und wieder ausführt. Stellen wir uns nun vor, dass an verschiedenen Punkten die inneren Mündungen der Segmental-Organe mit der Darmwand verschmelzen, — obwohl wir damit eben wieder auf eine Lücke in der Functions-Entwicklung stossen, da wir für ein solches Geschehen vorderhand keinen zureichenden Grund angeben können, — so ist die postulirte Verbindung des Darms mit dem äusseren Medium, unabhängig von Mund- und Afteröffnung, geschehen. Die Verkürzung des verbindenden Canals bis zu seinem fast völligen Verschwinden ist dann eine verhältnissmässig leicht zu begreifende Sache, — dass aber solche Canäle bestanden haben können, lehrt die Thatsache, dass noch heute bei Myxine z. B. die Kiemenspalten zwischen ihrer Haut- und Darmmündung eine beträchtliche

Canalbildung besitzen, die vielleicht ursprünglich, wahrscheinlich neu erworben ist.

Mit der Rückführung der Kiemenspalten auf Segmental-Organe, der Mundöffnung auf ein Kiemenspaltenpaar und der Rautengrube auf eine frühere Schlundringbildung sind aber die Wirbelthiere völlig auf Anneliden reducirt, und man darf, — freilich immer auf dem logischen Boden einer Hypothese, — dreist versuchen, nun den umgekehrten Weg einzuschlagen, und die Organisation der uns heut bekannten Anneliden mit dem Hinblick auf die Bildungen der Selachier gesteigert zu denken, so dass diese letzteren allmälig aus den ersteren in allen Sphären ihrer Organisation hervorgegangen vorgestellt werden können.

Zunächst tritt da eine sehr characteristische Bildung der Anneliden auf, die unschwer in einer Bildung der Selachier und andrer Wirbelthiere wieder zu erkennen ist: die Kiemen.

Bei den meisten Anneliden finden sich freilich diese Kiemen fast an allen Segmenten des Körpers, während die Wirbelthiere sie nur an dem Vordertheile haben. Aber erstlich besitzen die Oligochaeten keine Kiemen, die Tubicolen nur am Kopf, dann aber wird sich weiterhin wahrscheinlich machen lassen, dass die Wirbelthiere die Kiemen an den übrigen Segmenten ihres Körpers theils verloren, theils umgebildet haben.

Bei der Vergleichung der Kiemen beider Thierkreise müssen wir freilich nicht unmittelbar die Kiemen der Fische, etwa gar der Teleostier nehmen, denn diese tragen deutliche Zeichen grosser Veränderungen, wie die Teleostier überhaupt. Die Kiemen der Perennibranchiaten und der Amphibienlarven bieten viel grössere Aehnlichkeit mit den Kiemen der Ringelwürmer dar, und machen es ziemlich leicht, das Hervorgehen der Einen aus den Andern zu begreifen.

Das Wesentliche einer Kieme besteht in ihrer den Gasaustausch begünstigenden dünnen Wandung und der stark vergrösserten Oberfläche. Jeder kleine Höcker am Körper, wenn er nur eine verdünnte Haut hat und einen Blutstrom empfängt,

kann zu einer Kieme werden, sobald die Oberflächen-Vergrösserung fortdauert und die Verdünnung der Wandung nach Möglichkeit zunimmt.

Ist einmal ein solcher Höcker zu Athmungszwecken verwendet, so wird er rasch von dieser Function weiter ausgestaltet werden und vor allen Dingen wird die Oberflächen-Vergrösserung zunehmen und danach streben aus dem Höcker einen kleinen Stamm mit Aesten und Zweigen zu machen, in denen das Blut den grösstmöglichen Spielraum für den Austausch der Gase findet.

Die Betrachtung fast aller kiementragenden Thiere lehrt uns aber, dass auf jeder höhern Stufe der Kiemenbildung eigene Vorrichtungen bestehen, welche dafür sorgen entweder, dass die Kiemen beweglich sind, oder dass Organe existiren, welche einen Strudel in der Nähe der Kiemen erzeugen, um das Wasser in ihrer Umgebung zu erneuen. Offenbar verbrauchen die Kiemen rascher den Sauerstoff ihrer unmittelbaren Umgebung, als dieser sich aus dem Gesammtvorrath des Wassers ersetzt, und daher wird durch die Bewegung des Wassers durch Strudelapparate oder durch directe Bewegung der Kiemen das Wasser in der Umgebung der letzteren fortwährend erneut.

Ursprünglich wird für die letztere Art und Weise, diesen Zweck zu erreichen, wahrscheinlich die Muskulatur des Hautmuskelschlauches ausgereicht haben. Allmälig aber und besonders, nachdem die Kiemen sich in Aeste und Zweige spalteten, werden auch eigene Muskelbündel aus diesem Hautmuskelschlauch mit der speciellen Aufgabe betraut gewesen sein, die Kiemen zu bewegen. Von da bis zur Ausbildung eines speciellen Knorpelskelettes als Stützpunkt dieser Muskulatur kann es wiederum nicht lange gedauert haben, — und noch an einigen der heutigen Anneliden gewahren wir ja Knorpelskelette in den Kiemen und im Kopfsegment. Bildeten sich aber dünne Knorpelstreifen im Innern der Kieme, so konnte sich ebenfalls in jedem Segment zur Anheftung der

die Kieme bewegenden Muskulatur jederseits ein schmaler Knorpelstreifen ausbilden, — und damit die Grundlage legen zu den später sogenannten Kiemenbögen.

Wahrscheinlich waren diese Knorpelskelette der Kiemen und die Knorpelstreifen der Kiemenbögen die ersten Spuren des innern Skelettes der späteren Wirbelthiere, vielleicht sogar älter als diejenige Bildung, welche wir heute Chorda dorsalis zu nennen pflegen. Wenn wir aber nun anzunehmen gezwungen sind, dass die Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere an allen Segmenten Kiemen tragen, und in diesen Kiemen Knorpelskelette und in den Seitenwänden jedes Segmentes entsprechende Kiemenbögen, so werden wir gezwungen, darüber Rechenschaft zu geben, wo alle diese Bildungen bei den späteren Wirbelthieren geblieben sind, die ja nur noch in der Nähe des Kopfes Kiemen und Kiemenbögen tragen, — ja denen in drei Classen auch diese völlig abhanden gekommen sind.

Zuerst müssen wir darauf verweisen, dass, wenn schon der grösste Theil der Kiemen in der That zu Grunde gegangen ist, doch einige erhalten blieben, aber freilich nicht als Kiemen, sondern als Träger andrer Functionen. Und da sind es zunächst die Extremitäten, in denen wir umgewandelte Kiemen zu erkennen haben.

Untersuchen wir nun, wie diese Umbildung der Kiemen zu Extremitäten, also zunächst Flossen, vor sich gegangen sein mag. Schon oben deutete ich an, dass behufs der Bewegung der Kieme im Wasser zunächst zwar der Hautmuskelschlauch ausgereicht haben mag, dass aber durch das constante Bedürfniss, einen entsprechenden Abschnitt dieser Muskulatur zu solcher Function zu benutzen, dieser Abschnitt schliesslich eine Art Sonderung und specifische Ausbildung gewonnen haben mag. Dann trat, infolge dieser Sonderung der Muskulatur auch eine Sonderung der Insertionspunkte derselben ein, es entwickelte sich, wahrscheinlich aus dem Unterhautbindegewebe eine Art Knorpelgewebe und schliesslich entstand so-

wohl im Innern des Kiemenstammes, wie auch innerhalb der Verzweigungen ein centrales Kiemen-Knorpelskelett, an welches sich die Muskulatur inserirte, oder vielmehr, um das wirkliche Verhältniss besser auszudrücken, das sie durch ihre Insertion und kräftigere Functionirung erst erzeugt hatte. Zu gleicher Zeit aber durch das Insertionsbedürfniss derselben Muskulatur an ihrem andern Ende hervorgerufen, entstand ein festerer Halt in Gestalt eines Knorpelstreifens senkrecht in der Leibeswand, der Kiemenbogen. Zwischen beiden Insertionspunkten wirkte die Muskulatur der Kieme.

So existirten also an allen Segmenten der Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere Kiemen mit Knorpelskelett und knorpligem Kiemenbogen in der Leibeswand. Jede Kieme erhielt ihre Venen und Arterien, jede ihren Zweig der Bauchmarks-Nerven, zwischen je zwei Kiemen mündete ein Segmental-Organ.

Vielleicht in Folge der Verbindung der Segmental-Organe mit dem Darmlumen an dem vorderen Körper-Ende begann die Umwälzung, welche aus Anneliden Wirbelthiere entstehen liess, vielleicht auch bahnte sich schon durch andre Einflüsse die ununterbrochene Reihe von Functionswechseln an, welche die heutige Ausgestaltung des gesammten Wirbelthierstammes in seinen höchsten und niedrigsten Formen zur Folge haben sollte. Jedenfalls aber können wir für die Frage nach der Bildung der Extremitäten nicht nur die Antwort ertheilen: sie entstanden aus Kiemen, sondern wir können auch begreifen, wie sie aus Kiemen entstanden. Durch die Bewegungen der Kiemen musste eine, wenn auch anfänglich nur geringe Hülfe für die Ortsbewegung der Anneliden entstehen, die, je unabhängiger die Eigenbewegung der Kieme von der Gesammtbewegung des Körpers ward, um so einflussreicher vor Allem für die Steuerung während des Schwimmens werden musste. Es lässt sich nun annehmen, dass bei dem fast cylindrischen Bau des Annelidenleibes die geeignetsten Punkte für die Steuerung sowie für die Hülfe in der Fortbewegung zwei Seg-

mente waren, die ungefähr gleich weit von der Mitte wie vom Anfangs- und Endpunkte des Körpers gelegen waren. Diese Segmente nun entwickelten an ihren Kiemen vor Allem durch ihre stärkeren Bewegungen die Muskulatur, durch die Muskulatur deren Insertionspunkte die Kiemenbögen und das Kiemenskelett, die membranöse Natur der Hautbedeckung wich einer festeren Epidermis, die Spaltung in Kiemenblätter oder Zweige ging langsam verloren, die Ausbreitung der Epidermis zwischen den bleibenden Knorpelfäden der Kiemen-Verzweigungen ward, wie bei Schwimmvögeln die Schwimmhaut, immer grösser, schliesslich erwuchs aus der vielgespaltenen Kieme eine breite Platte, — die Flosse, das fertige Schwimmorgan. Die Umwandlungsgeschichte der Kiemen zu den Geh- und Kriechorganen der landbewohnenden Wirbelthiere will ich hier nicht erörtern, wie ich überhaupt die Geschichte der Umwandlungen innerhalb des Wirbelthierstammes hier gänzlich unberücksichtigt lasse. Nur darauf möchte ich noch etwa Gewicht legen, dass die ausserordentliche Grössenentwicklung und die spätere complicirte Gliederung der Extremitäten wie der ihnen zugehörigen Bögen in discrete Knochenstücke erst den grossen und complicirten Functionen zuzuschreiben ist, die sich im Verlauf der Wirbelthier-Entwicklung an ihnen ausgebildet haben.

Wir haben freilich gar keine Kenntniss, und werden schwerlich je eine erlangen, welcher Art die Organismen waren, welche zu damaliger Zeit mit den Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere zusammenlebten. Diese Zeit muss ziemlich weit vor der silurischen Periode gelegen haben, da in ihr bereits hoch entwickelte Wirbelthiere auftreten. Wir können demgemäss auch nicht wissen, gegen welche Feinde die Anneliden sich zu schützen hatten, welche Beute ihnen hauptsächlich als Jagdobject diente. Und die Betrachtung der heutigen Anneliden und ihrer Lebensweise kann uns das auch nicht an die Hand geben., da wir wohl berechtigt sind, zu vermuthen, dass die Anneliden, welche aus sich Fische entwickelten, viel

höher organisirt wurden, und zunächst vor allen ihre Anneliden-Mitbewerber aus dem Felde schlugen. Was dabei aus den letzteren wurde, und ob sie nicht in Folge dieses Kampfes zu ihren gegenwärtigen Existenzweisen herabgedrückt wurden, können wir vorläufig nur vermuthen, nicht feststellen.

Aber dass die Fischgestalt sich aus der segmentirten Wurmgestalt nur ausbilden konnte durch eine Lebensweise, in der rapides und dauerndes Schwimmen das Hauptziel der functionellen und organologischen Umwandlungen war, das ergiebt sich aus der Natur der Fischgestalt selbst, welche die denkbar günstigste für die rasche Fortbewegung im Wasser ist. Nicht nur die doppelte Kegelgestalt des Körpers, dessen vorderer Kegel kürzer als der hintere ist, sondern auch die Glätte der Körperwand erlaubte den Thieren mit der geringst möglichen Reibung das Wasser zu durcheilen.

Um aber zu diesen beiden Vorzügen zu gelangen, musste ein grosser Process erst durchlaufen werden: die Kiemen mussten von der äusseren Körper-Oberfläche verschwinden. Zu entbehren waren sie nicht, — denn die gesicherte Athmung wurde bei weiter fortschreitender Grössen-Entwickelung immer wichtiger. Sie wurden aber erstlich localisirt, d. h. die Kiemen des vorderen Körperabschnittes wurden so gesteigert, der Blutlauf so geregelt, dass sie allein den Austausch der Gas-Arten für den ganzen Körper besorgten, und zweitens wurden sie an geschützten Localitäten untergebracht. Diesen Hergang vermuthe ich folgendermassen:

Die Befestigung der Kiemen an der Leibeswand befand sich in der Nähe der Mündungen der Segmental-Organe. Indem nun der Insertionspunkt der Kiemen erst an den Rand und dann in die Oeffnung der Segmental-Spalte einrückte, konnte allmälig durch Bewahrung und Ausbildung eines solchen Verhältnisses in der Tasche des Segmentalorgans eine grössere Sicherheit für die Kieme gewonnen werden. Durch die schon oben angenommene Communication der Segmental-Organe mit dem Darme, — die vielleicht durch Divertikel-

bildung des Darms veranlasst, oder wenigstens unterstützt war, — bestand aber bereits, oder bildete sich erst aus, ein Wasserstrom, der durch diese Spalten und die von ihnen ausgehenden Canäle in den Darm nach innen oder von dem Darm nach aussen sich bewegte. Durch diesen Strom ward den Kiemen, die in die Canäle hineinrückten, der unentbehrliche Wasserwechsel ebenso gewährleistet, wie es bisher durch ihre eigene Bewegung ihnen aussen gewährleistet war. Die Spalten und Canäle vergrösserten sich dann, die Kiemen rückten schliesslich ganz in sie hinein, die Zwischenwände der einzelnen Canäle — nun Kiemenspalten — wurden geringer, — kurz es entstanden alle die Bildungen, Kiemenhöhle, Kiemendeckel, Nebenkiemen etc., welche bei den verschiedenen Fischclassen und den Amphibien heutzutage bekannt sind. Ueber das Einzelne der Processe, die dazu führten, Vermuthungen zu begründen, ist nicht mehr Aufgabe dieser Schrift.

Durch die Localisation der gesammten Athmungsfunction an dem vorderen Körper-Abschnitt und durch die Sicherung und Steigerung der hier befindlichen Kiemen ward es nun auch möglich, die Kiemen an allen übrigen Körperstellen allmälig eingehen zu lassen. Welche Aufeinanderfolge der degenerirenden Processe dabei stattgefunden hat, ob alle Componenten der Kiemen auf einmal degenerirten, oder ob erst der Blutlauf in ihnen nachliess, dann die Muskulatur und das Skelett sich rückbildeten, welche Gestalt die Kiemen dabei schliesslich erhielten, ehe sie gänzlich verschwanden, ob sie überhaupt verschwunden und nicht vielleicht in einer anderen Bildung wiederzuerkennen sind, — das zu erörtern ist nicht von wesentlichem Interesse für die Durchführung unserer Aufgabe. Nur *ein* Punkt verdient sehr bestimmt hervorgehoben zu werden. Die Bögen der zu Grunde gegangenen oder umgeformten und dislocirten Kiemen sind *nicht* zu Grunde gegangen, sie sind vielmehr als brauchbare Insertions- und Stützpunkte für die sich hoch entwickelnde Leibes- und Rumpfmuskulatur weiter entwickelt worden und stellen heutzutage die *Rippen* dar, die

somit ursprünglich keinen Theil des *Axen*skeletts bilden, sondern wie alle Bögen als ein *parietales* Skelett anzusehen sind, das erst secundär zu der Ausbildung des Axenskeletts Anlass giebt und zur Verbindung mit demselben gelangt.

So gingen also weitaus die meisten Kiemen der Anneliden in ihren zu den Wirbelthieren sich umbildenden Nachkommen zu Grunde (— falls sie nicht nach der auf Seite 28 angedeuteten Weise zum Theil in der unpaaren Flosse wiederzuerkennen sind —), nur die beiden Extremitäten-Paare und die definitiven Kiemen am vorderen Körper-Abschnitt blieben erhalten.

Und doch, glaube ich, lässt sich noch ein anderes Organ des Wirbelthierkörpers als aus einem Paar jener alten Anneliden-Kiemen hervorgegangen ansehen. Freilich hat es so wesentliche Functionswechsel zu erleiden gehabt und infolge dessen so sehr seine ursprüngliche Gestalt verloren, dass wohl Wenige auf den Gedanken verfallen möchten, in ihm ein Homologon zweier Anneliden-Kiemen zu erblicken. Ich meine das männliche Begattungsorgan und die ihm homologe Clitoris.

Oeffnet man die Eierschale von fast reifen *Lacerta*-Embryonen, entfernt die Eihäute, löst den Knäuel, in welchem das schon fast 2 Zoll lange Thier mit Schwanz und Gliedmaassen verschlungen ist, so gewahrt man bei den Männchen aus der Cloake weit heraushängend jederseits ein 2—3 Linien langes blattförmiges Gebilde, dessen Stiel ziemlich breit ist. Dasselbe hat durchsichtige Wandungen, und sofort erblickt man in dem Innern des Stiels breite, blutrothe Streifen, — Blutgefässe. Der Stiel des Gebildes spaltet sich oben ein wenig und auf jeder Seite des vorderen Theiles befinden sich eine tiefere und eine flachere Einschnürung, welche aus der blattförmigen Platte jederseits drei abgerundete Lappen herstellt, deren jeder einen Blutzustrom erhält, welcher aus dem breiten Blutraume des Stiels sich abzweigt. Von diesen Zweigen gehen wiederum unter der gewölbten Oberseite jedes Lappens eine Reihe dünner Blutströme an den Rand, wo sie umbiegen, und in wandungslosen Canälen auf der Unterseite des Organs

wieder, wie es scheint, zu einem centralen Raum zusammenflossen. Diese Canäle sind von einander durch Zwischenwände geschieden, ähnlich wie z. B. die Kiemenblättchen der Krebse.

Diese Organe, welche ursprünglich in beiden Geschlechtern gleich angelegt werden, aber bei den Weibchen sich schon im Eie rückbilden, werden zum Penis resp. zur Clitoris. Rathke hat bei verschiedenen Schlangen ähnliche Bildungen nachgewiesen und giebt gleichfalls an, dass sie im Verhältniss zur Grösse des Thieres bei den Männchen vor dem Auskriechen aus dem Eie am grössten seien.

Hätten wir auch nicht die Analogie der Haifische für uns, bei denen ja ein Theil der Bauchflosse sich zu einer Art von Penis umgebildet hat, — und die Bauchflosse war einstmals eine Kieme! — so müssten wir doch aus der Betrachtung der Organe bei den Eidechsen- und Schlangen-Embryonen sofort auf den Gedanken verfallen, in den merkwürdigen Gebilden ursprüngliche Kiemen vor uns zu sehen. Dass überhaupt so früh im Embryo das Begattungsorgan angelegt wird, ist an sich schon merkwürdig genug; dass es im Embryo relativ bedeutend grösser ist, als im ausgebildeten Thier, ist weiter von Wesentlichkeit; dass es von Blut strotzt, während es gar keine Function hat, und um zur Function zu gelangen erst wesentliche Umbildungen zu erleiden hat; diese Umbildungen selbst, welche aus der doppelseitigen Anlage ein einzelnes Organ schaffen; — kurz alle diese Verhältnisse bleiben unverständlich, wenn man annimmt, dass die beiden Bildungen ursprünglich für die Function so gebildet seien, wie sie in der Entwicklung sich darstellen. Ja, eine noch grössere Schwierigkeit stellt sich uns in den Weg. Wie kommt es überhaupt, dass die Clitoris besteht? Was ist ihre Function? Wollustempfindungen zu wecken? Dazu bedurfte es wahrlich nicht eines so complicirten Organes, das hätte sich einfacher erreichen lassen, — und ist erreicht worden — indem die Schleimhaut der weiblichen Geschlechtsöffnung reichlich mit Nerven-

Endigungen ausgestattet wurde, welche während der Begattung die Wollustempfindung vermitteln. Und weshalb hat die Clitoris, falls nichts weiter ihre Function war, als Wollust zu empfinden, genau die Structur, die Entwicklungsweise wie der Penis, der doch eine so sehr viel wichtigere Leistung zu vollziehen hat, auf die nicht weniger als Alles ankam?

Alle diese Fragen erhalten durch die obige Hypothese über die ursprüngliche Natur der Begattungsorgane eine befriedigende Antwort. Wenn wir uns vorstellen, dass bei den Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere die Begattung in der Weise vor sich ging, dass die beiderseitigen Geschlechts-Oeffnungen möglichst einander genähert wurden, um die Samenflüssigkeit in sichern Contact mit den austretenden Eiern zu bringen, so ist es nicht schwer zu begreifen, dass Klammerorgane dabei sehr wesentlichen Dienst leisten mussten. Zu solchen Klammerorganen wurden nun diejenigen Kiemen-Paare benutzt, welche in der nächsten Nähe derjenigen Segmentalorgane lagen, die als Geschlechts-Mündungen fungirten. Die Kiemen besassen bereits die oben angeführte Structur, sie besassen die zu ihrer selbständigen, willkürlichen Bewegung nöthige Muskulatur, und jedenfalls auch das Knorpelskelett. Bei beiden Geschlechtern konnten sie also dazu verwandt werden, sich gegenseitig zu umklammern. Im Anschluss an diese Hülfs-Function wurden höchst wahrscheinlich auch ihre Nerven sensibler und erhielten ihren specifischen Character als Wollustnerven. Aber auch der ihnen als Kiemen zukommende starke Blutzufluss ward im Interesse der neuen Function verwendet. Als nämlich aus ähnlichen Gründen, wie bei den Kiemen am vorderen Körperabschnitte, auch das Einrücken der Begattungs-Kiemen in das Innere der Segmentalspalten stattfand, war es von wesentlichem Vortheil, dass durch starken Blutreichthum die betreffenden Organe sich über das gewöhnliche Mass ausdehnen konnten, während sie im Ruhezustand in wesentlich verringertem Volum in das Innere der Geschlechts-Oeffnung eingezogen werden konnten. Durch die Stauung

des abfliessenden Blutes und erhöhte Zufuhr des zuströmenden dehnten sich also die sämmtlichen reich verästelten Kiemen-Blutgefässe und Hohlräume aus, so dass das Organ auf eine ansehnlichere Grösse gebracht werden konnte, und die nöthige Festigkeit besass, um seine Function mit Erfolg ausüben zu können. So glaube ich die Schwellkörper aus einer Umbildung der ursprünglichen Kiemen-Blutbehälter ableiten zu können. Je wichtiger aber die directe Uebertragung des Samens in den weiblichen Körper dadurch wurde, dass die Entwicklung der Eier schon im Mutterleibe beginnen konnte, wo sie weitaus am gesichertsten war, um so mehr musste die Umgestaltung der Begattungsorgane in dieser Richtung erfolgen. Als nun die Verschmelzung der ursprünglich getrennten Geschlechts-Oeffnungen stattfand, drangen die männlichen Begattungsorgane in diese Scheide ein, legten sich mit ihren einander zugewandten Flächen an einander und bildeten so einen ziemlich geschlossenen Canal, durch den sich das Secret der Hoden sicher in die weibliche Geschlechts-Oeffnung überführen liess. Allmälig ward aus diesem temporär verbundenen Penis ein dauernd verbundener, — und damit war die bestehende Form der Begattungsorgane gegeben.

Es kann gegen diese Auffassung geltend gemacht werden, dass gerade die Fische und Amphibien der äusseren Begattungsorgane entbehren, während die Haifische einen Abschnitt eines anderen Organes, eben der Bauchflosse dazu umgebildet haben, dass man also die Organe der höhern Wirbelthiere als Neubildungen betrachten müsse; aber dies Argument besitzt nicht die Tragweite, die man ihm zumisst. Erstlich sind wir, glaube ich, noch viel mehr im Dunkel über die wirklichen Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Wirbelthierclassen, als wir wähnen; zweitens ist gegen solchen Einwurf das ganze Gewicht aller der Gründe zu richten, welche überhaupt gegen jede Erklärungsweise anzuwenden sind, die ohne dringende Noth den Deus ex machinâ „Neubildung“ anruft, der um nichts besser und schlechter ist, als die Generatio aequivoca. Drittens er-

mangeln durchaus nicht alle Fische und Amphibien der Schleimhaut-Papillen, ja selbst bedeutenderer Bildungen, die vielleicht als einzige Reste der einstmals vorhanden gewesenen Bildung angesehen werden könnte. Viertens giebt es vielleicht Gründe, die es für die Vermehrung der betreffenden Thiere vortheilhafter machen, eine Befruchtung der Eier erst nach ihrer Ablage eintreten zu lassen, — woraus dann ein Zugrundegehen der Begattungsorgane resultiren musste. Und schliesslich sehen wir, dass auch bei andern, höher organisirten Thierclassen diese Organe nicht durch Neubildung, sondern aus der Umbildung von Extremitäten, seien sie dorsale oder ventrale, oder auch beide zugleich, hervorgehen; so bei den Insecten, Krebsen und Spinnen.

Ob nun mit den Kiemen der Fische und Amphibien, den Extremitäten und Begattungsorganen alle Ueberreste der ursprünglichen Anneliden-Kiemen am Wirbelthierkörper erschöpft sind, ob sich nicht vielleicht andre Bildungen auch in diese Kategorie bringen lassen, das soll vorläufig hier nicht weiter erörtert werden. —

Wenden wir uns nun zu den Umbildungen, welche die Segmental-Organe der Anneliden im Wirbelthier-Organismus erlitten haben.

Die hervorragendste Umwandlung ist ohne Zweifel die vermuthete Verschmelzung von Segmental-Spalten zur Herstellung der Mundöffnung. Oben wurde schon dargestellt, welche fundamentale Veränderung dadurch in dem Bau der Anneliden bewirkt wurde, — hier möchte es passend sein, über das Zustandekommen derselben einige Erörterungen anzufügen.

Ob die Kiemenspalten, durch deren mediane Verschmelzung die Mundöffnung entstand, die vordersten waren, die überhaupt am Annelidenkörper existirten, ist zu bezweifeln. Wenn wir annehmen, dass jedes Segment der Anneliden hinter dem Kopfe ausser seinen sonstigen Attributen ein Paar Segmental-Organe und ein Paar Kiemen trug, so führt uns der nächste Schluss dazu, auch ein Paar Kiemenbögen in den

höher entwickelten Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere anzunehmen. Nun ist zwar gegenwärtig die Ansicht, der Oberkiefer sei wie der Unterkiefer einem Kiemenbogen gleich zu achten, verlassen worden, — ob für immer ist wohl noch fraglich — aber es ist statt dessen behauptet, die Labialknorpel seien als ehemalige Kiemenbogen zu betrachten, und von anderer Seite ist die sehr wahrscheinliche Meinung aufgestellt, die *Trabeculae* seien ursprünglich den Visceralbogen entsprechende Bildungen. Halten wir aber daran fest, dass all diese Bogen nicht existirt haben würden, wenn nicht Kiemen bestanden hätten, an deren innerem Knorpelskelett sich Muskeln inserirten, welche an den Bogen des zugehörigen Segmentes ihre zweite Insertion besassen, so ergiebt sich mit Nothwendigkeit die Annahme, dass, da vor der Mundspalte Kiemenbögen und Kiemen befindlich waren, ihnen entsprechende Segmente bestanden und dass aller Wahrscheinlichkeit nach diese Segmente auch Kiemenspalten besassen.

Es ist nun nicht unmöglich, dass die Mundöffnung, als sie einmal sich zu so bedeutender Function entwickelt hatte, die zunächst liegenden Kiemenspalten in sich aufnahm. Geschah das, so ist verständlich, dass einige Kiemenbögen rudimentär wurden, vielleicht ganz ausfielen. Was dabei aus den eigentlichen Kiemen wurde, ist noch nicht in's Auge gefasst worden, aber es erscheint nicht unwahrscheinlich, dass die sogenanten Bartfäden der Fische einen letzten Ueberrest derselben darstellen. Aber auch betreffs der vorderen Kiemenspalten ist noch die Vermuthung zu äussern, ob nicht vielleicht in den Nasengruben ein Paar solcher Spalten, freilich in wesentlich veränderter Function und darum auch Structur, zu erkennen sei. Die verschiedenen Knorpel, die in der Nähe dieser Organe liegen, deren selbständige Entstehung sehr schwer verständlich wäre, könnten dann auch auf zu Grunde gegangene Kiemenbildungen bezogen werden. Dass die Nasengruben von Hause aus doppelt entstehen, und dass ihr Verschmelzen bei den Cyclostomen und Amphioxus einen nach-

träglich erworbenen Zustand darstellt, wird aus dem zweiten Theil dieser Schrift hervorgehen.

Die Veränderungen, welche die auf die Mundöffnung folgenden bleibenden Kiemenspalten innerhalb der Wirbelthier-Entwicklung durchzumachen hatten, können wir hier auf sich beruhen lassen.

Dagegen müssen wir die von zwei Seiten kürzlich hingewiesene Verwandtschaft des Nierensystems und der ausführenden Geschlechtsorgane mit Segmental-Organen mit um so grösserer Bestimmtheit betonen, als die Untersuchungen des einen Forschers ihm den Vergleich mit den Segmental-Organen der Würmer nahelegen, der Andre sogar durch den glücklichen Fund bewogen worden ist, ihre Identität auszusprechen und darauf hin die in der Einleitung besprochene genealogische Ableitung der Wirbelthiere von den Anneliden zu gründen. Die Verbindung aller Segmental-Organe zu einem gemeinsamen Nierensystem mit einem gemeinsamen Ausführungsgange ist ein verhältnissmässig so leicht verständlicher Vorgang, dass er hier weiter keiner Erläuterung bedarf.

Ebenso ist auch die Verwendung von Segmental-Organen als Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen eine so begreifliche und bei den Anneliden herkömmliche, dass auch darüber hier weiter nicht gesprochen zu werden braucht.

Wichtiger ist die Frage, ob die After-Oeffnung der heutigen Wirbelthiere ihnen in ihrer Anneliden-Gestalt schon zugekommen sei oder nicht. Fragt man den embryologischen Befund, so scheint aus der späten Entstehung des Afters hervorzugehen, dass er nicht ursprünglich sei, sondern eine Neubildung. Bei den Anneliden durchzieht der Darm den ganzen Körper von vorn bis hinten in das letzte Segment. Bei den Wirbelthieren aber, zunächst den Fischen, bleibt ein sehr bedeutender Theil des Körpers ohne Darm und die Afteröffnung findet sich an der Bauchfläche. Nun wäre zwar dadurch vielleicht ein Grund gegeben, die genealogische Zusammengehörigkeit von Anneliden und Vertebraten anzuzweifeln. Aber

die Embryologie giebt uns noch weitere Argumente an die Hand, mittelst deren wir wahrscheinlich machen können, dass früher eine andre After-Oeffnung bestand. Im Embryo mancher Fische und Amphibien ist nachweislich ein grosses Darmstück vorhanden, welches von dem definitiven After nach hinten bis an das Schwanzende sich erstreckt und dort mit einer Blasen-Anschwellung endet. Dieses ganze Darmstück degenerirt noch ehe der Embryo das Ei verlässt. Bliebe es bestehen, so würde der After wahrscheinlich am hintern Körper-Ende befindlich sein, und die Speisen würden den ganzen Leib durchwandern müssen. Erwägen wir nun, dass in nächster Nähe der gegenwärtigen After-Oeffnung auch die Nierengänge ausmünden, dass sie sogar mit dem After zusammen eine Cloake bilden, dass auch die Geschlechtsmündungen an derselben Stelle befindlich sind, so vermögen wir uns kaum des Gedankens zu erwehren, dass ebenso wie die Mundöffnung aus verschmolzenen Segmental-Spalten entstanden sei, auch der gegenwärtige After der Vertebraten aus solchen Spalten hervorgegangen sei.

Fragen wir uns nun, ob durch diese Verlegung des Afters die Organisation der Fische im Gegensatz zu derjenigen der Anneliden etwas gewonnen habe, so ist es unzweifelhaft, dass durch die Localisirung aller Eingeweide in der Bauchhöhle der hintere Körpertheil befähigt worden ist, in erhöhtem Maasse der Locomotion zu dienen. Ja man kann sogar sagen, durch die Verlegung des Afters sei dieser ganze hintere Abschnitt des Körpers, der doch ursprünglich aus vollgültigen Segmenten, wie der vordere, bestand, auf den morphologischen Werth eines Organ's hinabgedrückt worden, eines Organ's, das wir gewohnt sind, den Schwanz zu nennen.

Der Schwanz ward also das wesentlichste Locomotions-Organ und blieb es, so lange die Wirbelthiere im Wasser lebten, ihre Fortbewegung also ein Schwimmen war. Im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung, und als sie aufs Landleben angewiesen wurden, erlitt denn auch der Schwanz die mannigfaltigsten Umbildungen, auf die wir hier indess nur flüchtig hin-

weisen können. Er ward ein Stützorgan für viele Reptilien und Mammalien, mittelst dessen sie sich auf Bäumen leichter bewegen konnten, für die Vögel leistete er die wichtigsten Dienste als Steuerorgan, bei einer grossen Zahl von Säugethieren wandelte er sich zu einem Vertheidigungsorgan gegen Parasiten um, bei einigen wenigen, die wieder das Wasser aufsuchten, ward er auch wieder Schwimmorgan, viele Amphibien und einige Mammalien verloren ihn völlig, — und was die Namen Greifschwanz, Wickelschwanz etc. sagen wollen, das brauchen wir hier nicht auseinanderzusetzen.

Zu all diesen Functionen befähigte den Schwanz seine Muskulatur und Skelettbildung, die er aber beide nicht durch diese Functionen erworben hat, auch nicht hätte erwerben können, wenn er nicht ursprünglich ein Abschnitt des Annelidenkörpers gewesen wäre. Zwar erscheint die Skelettbildung des Schwanzes als eine so einfache Darstellung des ursprünglichen Axenskelettes, wie man sie besser und conciser gar nicht wünschen kann. Aber wir werden jetzt dazu übergehen, dies sog. Axenskelett zu untersuchen und werden zu erkennen haben, dass es wahrscheinlich nicht die Basis der Skelettbildung ausmacht, wie bisher angenommen wurde.

Es ist allerdings unbestreitbar, dass die Chorda dorsalis ein sehr alter Besitz der Wirbelthiere ist, der ihnen ohne Zweifel bereits von ihren Anneliden-Vorfahren vererbt wurde. Ueber ihren Ursprung ist es aber ziemlich schwierig irgend etwas Sicheres anzugeben. Ueber die eigentlichen Wirbelthiere hinaus ist ihr Vorkommen nur bei Amphioxus und den Ascidien nachgewiesen, — aber wir werden uns später zu überzeugen haben, dass aus beiden Organismengruppen nichts für das Verständniss des Ursprungs der Chorda zu lernen ist. Von Seiten Kowalevsky's ist zuerst darauf hingewiesen worden, dass in den grossen sog. „riesigen Fasern" im Bauchmark einiger Anneliden ein Homologon der Chorda zu erblicken sei. Wenn das der Fall ist, so erschiene die Chorda in Abhängigkeit vom Bauchmark, für dessen Muskulatur sie

Ansatzpunkte böte. Es ist wohl nicht unpassend, hier auch auf ein andres Gebilde zu verweisen, das von Leydig bei Schmetterlingen näher untersucht und als der Chorda ähnlich bezeichnet wurde, den sog. Bauchstrang. Derselbe dient gleichfalls als Ansatzpunkt von Muskulatur, und da durch Leydig besonders eine specielle Muskulatur des Nervensystems bei Arthropoden und Annulaten nachgewiesen worden ist, so darf man wohl versuchen, den Anfang der Chordabildung von dieser Muskulatur abzuleiten, die je höher sie sich entwickelte, eines um so festeren Anhaltspunktes bedurfte, und daher sehr wohl als Primum movens eines aus dem Neurilemm hervorgehenden festeren Stranges betrachtet werden kann. Dass ein solcher Strang nicht segmentirt zu sein brauchte, geht aus der Natur der „riesigen" Fasern der Anneliden und des Bauchstrangs der Schmetterlinge hervor; übrigens lässt sich ebenso wenig ein zwingender Grund einsehen, weshalb er segmentirt sein müsste, als sich behaupten lässt, er sei niemals segmentirt gewesen. Aus der Chorda dorsalis und ihrem ungegliederten Bau schliessen zu wollen, die Vorfahren der Wirbelthiere, welche die Chorda den letzteren übergaben, müssten ungegliedert gewesen sein, wäre nicht bündig.

Aber die Chorda konnte in ihrer biegsamen Consistenz nicht mehr bestehen bleiben, als durch die grosse Schwimmthätigkeit und die von ihr bedingte quantitative Entwicklung der Seiten-Muskulatur mitsammt ihrer Skelettbildung auch ein bedeutenderer centraler Stützpunkt für dieselben geschaffen werden musste. Da entwickelten sich zunächst um die Chorda herum festere Knorpelbildungen, welche den einzelnen Muskelgruppen zur Anheftung dienten, die von den Seitenmuskeln aus an die Chorda gingen, andre mögen entstanden sein durch die Muskulatur, welche die oberen Enden der Kiemenbögen mit der Chorda in Verbindung setzte, — andre, — die sog. oberen Bögen, sind vielleicht hervorgerufen durch die Muskulatur der Rückenflosse, — kurz, wir müssen annehmen, dass das ganze sog. Axenskelett, soweit es sich um die Chorda

herumbildete, erst entstand, als die parietale Skelettbildung schon vorhanden war und für sich, sowie für ihre Muskulatur eines stärkeren, inneren Stützpunkt's bedurfte.

Es treten freilich dem Versuch, das sog. Axenskelett in all seinen Einzelheiten sowohl nach Structur als nach Function genetisch zu verstehen, mancherlei Schwierigkeiten in den Weg, unter denen vorzüglich diejenige ist, welche die Deutung der oberen Bogen betrifft. Nach der Analogie mit den unteren Bogen, d. h. mit den Kiemenbögen, zu schliessen, müssten wir in den oberen Bogen gleichfalls eine ursprünglich parietale Bildung erblicken. Als solche müsste sie aber wiederum durch besondere Muskelthätigkeit hervorgerufen sein, und diese Muskelthätigkeit müsste nothwendigerweise die Ortsbewegung des Thieres zum Zweck gehabt haben. Wenn wir nun die paarige Natur der oberen Bögen, das paarige Vorhandensein der Flossenträger, die paarige Anlage der Flossenstrahlen in der unpaaren Flosse der Fische betrachten, so scheint die Vermuthung durchaus berechtigt, diese embryonale oder *unpaare* Flosse sei von ihrem Ursprung her eine paarige und erst im Verlauf der Entwicklung unpaar geworden.

Stellt man sie sich paarig vor, so tritt sofort die Frage auf: wie wäre ihre unsegmentirte Gestalt mit der ursprünglich segmentirten Natur des Fischkörpers und vor allen des Annelidenkörpers in Einklang zu bringen? Darf man daran denken, die verwachsenen ventralen Parapodien der Anneliden mit ihren Borsten in der Flosse mit ihren Flossenstrahlen wiederzuerkennen? Sind in die Bildung der Afterflosse etwa die auf Seite 18 besprochenen Kiemen und dorsalen Parapodien des hinteren Körperabschnittes eingegangen? Da ja die Flossenstrahlen der beiden Extremitäten-Paare durchaus übereinstimmen mit den Flossenstrahlen der unpaaren Flosse, so hat man wohl ein gewisses Recht, solche Vermuthung auszusprechen, so sehr auch embryologische Nachweise und Stützen fehlen mögen; und dass die Flossen der Fische keine allzu constanten Lagerungsbeziehungen besitzen, das beweist die wechselnde Position der Bauch-

flosse hinreichend. Die Frage nach der Natur der unpaaren Flosse ist indess vorläufig für eine Beantwortung noch schwer zugänglich, immerhin aber muss doch von dem hier vertretenen Standpunkt aus ein Versuch gemacht werden, sie zu verstehen d. h. auf vorgängige Bildungen der Anneliden zurückzuführen.

Wenden wir uns nun zu dem Kopfskelett, so kann es sich für uns nur darum handeln, erklärlich zu machen, warum die Entwicklung hier eine wesentlich andre werden musste, als am Rumpfskelett.

Von Hause aus lagen am Kopf genau dieselben Verhältnisse vor, wie am Rumpfe, schliesst doch der heutige Kopf der Wirbelthiere ein bedeutendes Stück des Rumpfes seiner Anneliden-Vorfahren in sich ein. Dennoch nahm er einen wesentlich verschiedenen Entwicklungsgang. Der Grund dafür lag in der Thatsache, dass an dem Kopfende keine Bewegungsorgane befindlich blieben, sonach alle die Einflüsse wegfielen, welche eine Gliederung des Kopfskelettes bewirkten und nothwendig machten. Dass aber dennoch eine Skelettbildung und zwar eine sehr solide, nämlich die Schädelbildung auftrat, das bewirkte wohl vor allem die Kiefer- und Zungenmuskulatur, während die Einhüllung des Gehirns durch den Schädel vielleicht erst als secundäres Element dazu getreten ist. Dass die Ableitung des Schädels aus discreten Wirbeln nicht haltbar ist, haben Huxley und Gegenbaur reichlich bewiesen, — die hier vorgetragene Betrachtungsweise verneint auch jede Berechtigung zu einer solchen Annahme, weil niemals ein Grund existirt haben kann, der die Wirbelbildung am Kopf hätte hervorrufen können. Dass aber in den gegenwärtig Kopf genannten Abschnitt des Wirbelthierkörpers eine bedeutendere Zahl von Segmenten der Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere aufgenommen sind, ist zweifellos und wird bewiesen durch die Bogenbildung, durch die Kopfnerven und durch die bei den Embryonen noch sehr deutliche Gliederung der Medulla oblongata in einzelne Ganglien, die wahrscheinlich ebensoviel Ganglien des Bauchmarks der Anneliden-Vor-

fahren entsprechen. Das sog. Primordial-Cranium der Vertebraten mag ursprünglich auch aus discreten Knorpelstücken bestanden haben, wie die einzelnen Wirbel, aber die Verschmelzung derselben zu einem Continuum bedurfte nicht des Umweges durch die Wirbelbildung, die für den Kopf ebenso nachtheilig gewesen wäre, wie eine continuirliche nicht in Wirbel-Abschnitte getheilte Knorpelhülle für den Rumpf hätte sein müssen. Die partielle Anlagerung des Visceralskelettes an das Primordial-Cranium ist somit gleichfalls eine erworbene, nicht eine ursprüngliche Einrichtung, ebenso wie der Zusammenhang der Rippen mit den Wirbeln erst ein spätes Resultat verschiedener Functionswechsel ist.

Durch eine solche Auffassung wird, beiläufig sei es gesagt, auch die so oft versuchte und ebenso oft abgewiesene Homologisirung des Cranium's der Cephalopoden mit dem Primordial-Cranium der Vertebraten wieder denkbar gemacht, wie auch die Knorpelbildungen der heutigen Anneliden in nächsten Zusammenhang mit denen der Wirbelthiere treten. —

Es wäre nun an dieser Stelle noch eine Darstellung der Eingeweide-Entwicklung der Anneliden-Vorfahren bis in den Stamm der Wirbelthiere hinein zu geben, und die grossen Complicationen der vegetativen Organsysteme der Letzteren auf die viel einfacheren Bildungen der Anneliden zu reduciren. Vor Allem müsste angegeben werden, wie sich das Blutgefäss-System im Verlauf aller der Umgestaltungen, die bisher dargestellt worden sind, in die neuen Beziehungen hineingefunden hat, und welche Veränderungen, zum Theil fundamentalster Art, es selbst erlitten hat.

Ich muss davon aber Abstand nehmen, weil ich, ohne im Geringsten die Durchführbarkeit der Aufgabe zu bezweifeln, doch bisher der visceralen Entwicklung nur eine untergeordnete Theilnahme beweisen konnte und in dem Studium der Circulations-Organe noch im Zweifel über verschiedene Interpretation der allerwesentlichsten Bildungen bin. Ueberdies soll ja auch die Aufgabe dieser Schrift nicht sein, das grosse Problem zu be-

wältigen, sondern nur die wahrscheinliche Lösung anzudeuten, welche darin besteht, als Vorfahren der Vertebraten Anneliden anzunehmen.

Diese Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere waren sicherlich von den gegenwärtig lebenden Anneliden sehr verschieden, aber es wird immerhin leichter sein, ihren unmittelbaren Zusammenhang nachzuweisen, als es ist, die Krebse oder Insecten aus Anneliden abzuleiten, obwohl auch das nicht sogar schwer sein mag. Die Wirbelthier-Anneliden werden sich von den heutigen Anneliden wesentlich dadurch unterschieden haben, dass sie ein Knorpelskelett entwickelten, von dem sich noch Spuren oder Andeutungen bei den Kopfkiemern finden. Durch die Verlegung der Mundöffnung trat die grosse Revolution ein, welche aus Anneliden Wirbelthiere machte, und welche die Letzteren zu Gebietern erst des Meeres, dann der Erde und der Luft machte. Wie überall richtete sich der Vernichtungskampf der neuen Wesen zunächst gegen die eigenen Vorfahren, und so kommt es, dass uns von den Anneliden-Vorfahren der Wirbelthiere nichts mehr erhalten ist. Voraussetzen müssen wir, dass es früher Anneliden gab, welche ein pontisches oder pelagisches Leben führten, und dass es diese waren, welche den Entwicklungsweg einschlugen, in dessen Verlängerung schliesslich die Fische liegen, aus dem Amphibien und höhere Wirbelthiere durch ihr Uebertreten auf das Landleben abzuleiten sind. Es müssen aber ausserordentlich viel Mittelformen zwischen jenen Anneliden und den Fischen gelegen haben, deren Aeste die ältesten Fossilien führenden Schichten uns aufbewahrt haben, von welchen Mittelformen uns leider die Palaeontologie nichts mittheilen kann, da sie eben noch kein andres als Knorpelskelett gehabt haben. Welche Organisation im Grossen und Ganzen diese Mittelformen gehabt haben und nur gehabt haben können, das sollten die bisherigen Erörterungen andeutend auseinandersetzen.

Diese Auseinandersetzung hat nun zu Resultaten geführt, welche wesentlich von der bisherigen Auffassung abwichen,

derzufolge als Vorfahren der Wirbelthiere Organismen angesehen werden sollten, die in nächster Verwandtschaft zu den *Ascidien* und zum *Amphioxus* ständen, in welchem letzteren ja allgemeine Uebereinstimmung das niedrigste Wirbelthier erblickt. In der obigen Ableitung ist aber kein Platz weder unter den Anneliden noch unter den von ihnen abstammenden ersten Fischen für den Amphioxus, denn ihm mangelt fast Alles, was jenen zukommt. Was wird nun aus ihm? Sollen wir den verzweifelten Ausweg ergreifen, ihn aus der Reihe der Wirbelthiere einfach auszustreichen? Damit wäre nichts gewonnen, da er doch nicht aufhören wird, zu existiren, und so lange er existirt, muss er auch begriffen werden können. Ausserdem ist Amphioxus auf der einen Seite unläugbar verwandt mit den Cyclostomen, auf der andern aber mit den Ascidien, so dass wir ihn aus der Reihe der Fische nicht ausstossen können, ohne die Cyclostomen gleichfalls zu entfernen, und ihn den Ascidien nicht überweisen dürfen, ohne die letzteren an die Wirbelthiere zu knüpfen.

Versuchen wir nun die Lösung dieser Widersprüche.

Genealogischer Zusammenhang der Vertebraten mit den Ascidien.

Leider wissen wir von der Lebensweise der *Cyclostomen* nicht allzuviel. Von den Myxinoiden ist es bekannt, dass sie in das Innere andrer Fische gelangen. In der Monographie Johannes Müller's sind verschiedene Fälle angeführt, in denen Myxinen in der Leibeshöhle des Dorsches und des Störs gefunden worden sind. Von *Petromyzon marinus* sind zwar keine authentisch beobachteten Fälle constatirt, aber es ist

höchst wahrscheinlich, dass sie sich an Lachse und andre aus dem Meere in die Flüsse aufsteigende Fische ansaugen und von diesen auf ihrer Wanderung befördert werden. Bei der Begattung des *Petromyzon Planeri* saugt sich das Männchen an dem Weibchen fest und lässt dann die Samenflüssigkeit auf die eben abgelegten Eier ausfliessen. Es wird auch von den Petromyzonten behauptet, dass sie sich in den Leib andrer Fische einbohren. Ihre Nahrung besteht nach v. Siebold (Süsswasserfische von Mittel-Europa pg. 368) „theils aus abgestorbenen thierischen Körpern, theils aus lebenden Wasser-Insecten und Gewürme so wie aus schlammigen Niederschlägen des Wassers, in welchen viele organische Stoffe suspendirt sind."

So geringfügig diese Mittheilungen an sich auch sein mögen, so reichen sie doch hin, um uns zu befähigen, einigermassen den Zusammenhang der Organisation der *Cyclostomen* mit ihrer Lebensweise festzustellen.

Als zunächst wichtigstes Element geht daraus hervor, dass die Cyclostomen ein in vielen Beziehungen parasitisches Leben führen, also nicht darauf angewiesen sind, sich ihre Nahrung durch Kampf mit ihres Gleichen oder mit andern Mitbewerbern zu beschaffen, in welchem Kampfe sie der Entwicklung aller ihrer Fähigkeiten bedurft hätten, vor Allem also auch einer, rasche Ortsbewegung erlaubenden Structur. Ihre Existenzweise gleicht in mehr als einer Beziehung den Hirudineen, in deren Organisation wir ja vielfache Spuren des Einflusses erkennen, den ihre Lebensweise mit Nothwendigkeit auf ihre, ursprünglich den eigentlichen Anneliden gleiche Körperbildung hervorbringen musste.

Fragen wir, wie die Cyclostomen es anstellen, sich an die andern Fische anzusaugen, so werden wir schwerlich fehl gehen in der Annahme, dass sie, im Schlamme oder sonst irgendwie verborgen, den in ihrer Nähe ausruhenden Fischen sich in ähnlicher Weise mit ihrem Saugmunde anheften, wie die Hirudineen es mit ihren Wohnthieren zu thun pflegen. Zu dem Behufe ist ihr Mund so umgewandelt, dass er sich als

Saugscheibe sofort fest an die Körperwand des fremden Fisches ansaugt, — eine Fähigkeit, die durch passende Verbreiterung und lappenartige Gestaltung der Lippen erreicht wurde. Sodann beginnt das Geschäft des Einbohrens, wozu wahrscheinlich von Seiten der *Petromyzonten* die sogenannten Kiefer- und Zungenzähne, von Seiten der *Myxinen* aber die wie eine Säge eingerichtete und mit äusserst geschickt angebrachten Muskeln versehene Zunge dient.

Aus der Existenz dieser Zähne und der dazu gehörigen Muskulatur kann man schliessen, dass die bisherigen Beobachtungen über die parasitische Natur der Cyclostomen zu Recht bestehen. Wenn nämlich die Petromyzonten nur behufs der Ortsbewegung sich an andre Fische anhingen, nicht aber um auf ihre Kosten sich zu ernähren, so würden die complicirten Zahn-Einrichtungen sehr wenig motivirt sein, denn zum Verschlucken kleiner Wasser-Insecten reicht die einfache Aufnahme des Wassers aus, in dem diese schwimmen. Wir werden also mit Recht annehmen dürfen, dass die parasitische Existenz der Cyclostomen in der That die normale für sie ist, und diejenige, auf welche ihre Organisation eingerichtet ist.

Daraus aber folgt, dass ihre Vorfahren einstmals *nicht* parasitisch lebten und dass sie demgemäss anders organisirt sein mussten, als die gegenwärtigen Cyclostomen. Im Verhältniss zu jenen Vorfahren werden wir also die Cyclostomen-Organisation als eine weiter entwickelte zu betrachten haben, nur so weit die Befähigung zur parasitischen Existenz dadurch ermöglicht war, hingegen als rückgebildete, so weit alle die Sphären der thierischen Existenz betroffen werden, die nicht wesentlich für parasitisches Leben sind.

Nehmen wir also an, dass Fische die Vorfahren der Cyclostomen waren, so werden wir die Fortbildung derselben nur nach einer Seite der Gesammt-Organisation vorauszusetzen haben, nach der Ausbildung der Haftorgane, mittelst deren der zum Parasitismus neigende Fisch sich an seine Beute anhängen kann. Dazu wurden die Lippen benutzt. Es muss

aber sehr lange gedauert haben, bis diese Ausbildung der Lippen als Saugnapf hinreichend weit vorgeschritten war, um die parasitische Lebensweise der Petromyzonten zu ermöglichen. War sie es aber einmal, so lässt sich sehr leicht begreifen, welche Umwälzungen daraus für die übrige Organisation resultiren mussten.

Allmälig gingen alle die Organe zu Grunde, die durch die parasitische Existenz überflüssig wurden. Dahin gehörten zunächst die Flossen, d. h. die Brust- und Bauchflossen, welche wesentlich zum Steuern und zum Schweben im Wasser benutzt werden. Ihre Rückbildung ist natürlich auch nur als ein schrittweises Verlieren zu denken, — sie fielen nicht etwa ab, sondern sie wurden, je sichrer die parasitische Existenz ward, um so weniger gebraucht und ausgebildet. Von der Existenz der Flossen hängt aber die Existenz des Schulter- und Beckengürtels ab, die gleichfalls eine entschiedene Rückbildung erfahren mussten und schliesslich völlig zu Grunde gingen.

Aber auch die Körpermuskulatur erlitt wesentliche Einbussen. Einmal gingen die grossen sog. unpaaren Flossen gleichfalls in die allgemeine Rückbildung ein und verloren zum grossen Theil ihre festen Flossenstrahlen, wie sie auch die dazu gehörige Muskulatur einbüssten. Dadurch aber erfuhr die Wirbelsäule und die oberen Bogen eine Verminderung ihrer Function und infolge dessen auch eine Rückbildung ihrer Structur. Aber auch die Ausbildung der Rippen ward überflüssig, da es sich nicht mehr um so kräftige Muskel-Anstrengungen handelte, wie bei frei lebenden Thieren, sondern vielmehr darauf ankam, dass der Körper der Cyclostomen sich durch schmale Oeffnungen durchzwängte. Sehen wir doch auch bei gewissen Muraenoiden eine Reduction des gesammten Skeletts, die uns bei der Erklärung des Zustandes der Cyclostomen helfen kann.

Mit der Reduction der Muskulatur und des parietalen Skelettes war aber auch als nothwendige Consequenz eine

Reduction des Axenskeletts verbunden, die schliesslich so weit ging, alle um die Chorda geformten härteren Skeletttheile zu beseitigen. Nur bei *Petromyzon marinus* finden sich noch „in der äussern Scheide des Rückenmarkrohres Stücke von unvereinigten knorpeligen Schenkeln“ (Joh. Müller, Myxine I. pg. 91) und „die äussere Scheide breitet sich auch an der äusseren unteren Seite des Rückgrates jederseits in eine dicke Kante aus, welche in die fascia superficialis interna übergeht, die gleichsam das Gerüst der Rumpfhöhle ist.“ Nach Joh. Müller wären diese dicken Kanten, die auch bei Myxine angedeutet sind, „obschon häutig, schon Rudimente verbundner Querfortsätze, denn bei den Petromyzen verhalten sich diese fortlaufenden Blätter am Schwanze wie bei den übrigen Fischen die unteren Dornfortsätze; sie bilden nämlich, indem sie sich unten vereinigen, einen Bogen, der die arteria und vena caudalis umfasst.“ Nach unsrer Auffassung erscheinen diese Bildungen vielmehr als letzte Rudimente voraufgegangener höherer Ausbildung und nicht als Beginn von Structuren, die aus solchen Anfängen schwerlich und am wenigsten von Nachkommen cyclostomenartiger Geschöpfe hätten entwickelt werden können.

Im Gegensatze zu der Rückbildung des Rumpfskeletts erfolgte eine partielle Fortbildung des Kopfskelettes. Da der Saugmund den ganzen Körper des Thieres an dem Wohnthier festzuhalten und die Zunge das Loch in der Körperwand herzustellen hatte, so musste die Muskulatur beider aussergewöhnlich stark entwickelt und nach dieser Seite die Organisation der Fisch-Vorfahren der Cyclostomen weit überschritten werden. Am weitesten hierin gingen die Myxinoiden, die auch, soweit bisher bekannt ist, die entschiedensten Parasiten sind. Die Entwicklung ihrer Zungenmuskulatur ist so ausserordentlich, dass die Länge des Kopfes, — wenn wir den Abschnitt vor den Kiemen so nennen können — durch sie wesentlich vergrössert wird.

Es ist bisher eigentlich misslungen, die Skelettbildung,

welche für die Lippen- und Zungen-Muskulatur der Cyclostomen existirt, auf homologe Theile des Fischschädels zurückzuführen. Das Scheitern dieser Bemühungen lässt sich einigermassen erklären durch die Auffassung der Cyclostomen als eine Art von Urfischen, in denen ein Anfang zur Fisch-Organisation vorläge. Wahrscheinlich wird das Problem sich leichter lösen lassen, sobald man der hier vorgetragenen Auffassung nachgeht und das sonderbare Skelett als halb degenerirt, halb für die speciellen Bedürfnisse des parasitischen Lebens umgebildet betrachtet. Dann wird es auch begreiflicher, warum die einzelnen Arten der Cyclostomen so sehr verschiedene Skelettbildung haben. Denn nichts durchbricht so sehr und so rasch alles sogenannt Typische der Organisation und Structur als parasitische Existenz. Lässt sich doch kaum etwas Abenteuerlicheres und scheinbar Willkürlicheres denken, als die Gestalt und Organisation parasitischer Crustaceen, — und doch wissen wir sehr genau, dass sie alle einstmalen entweder Copepoden, oder Isopoden, oder Cirripedien waren, — also verhältnissmässig hoch, jedenfalls aber streng typisch organisirte Krebse waren. Ganz so abenteuerlich sind nun die Cyclostomen noch nicht gestaltet, — aber wir werden im weiteren Verlaufe unsrer Darstellung sehen, dass nach andrer Richtung hin solch völliges Aufgeben der ursprünglichen Fischgestalt doch stattgefunden hat.

So complicirt nun auch das Kopfskelett der Cyclostomen ist, so bleibt doch eine starke Rückbildung des eigentlichen Schädels keinen Augenblick zu verkennen. Und diese Rückbildung hängt mit dem Degeneriren der Sinnesorgane, vorzüglich des Auges, mit dem Verlust der eigentlichen Kieferbildung und Kaufunction, sowie mit der Um- und Rückbildung des Kiemenskeletts zusammen.

Dass die Augen der Cyclostomen degenerirt sind, geben die meisten Zoologen zu. Dass es also vergeblich sein würde, das Auge der Fische und höhern Wirbelthiere als hervorgegangen aus einem Cyclostomen-Auge anzusehen, das braucht

hier nicht weiter erörtert zu werden. Aber das Gehör-Organ wird nicht als degenerirt betrachtet, und doch scheint mir, dass es viel verständlicher ist, in dem Labyrinth der Cyclostomen das rückgebildete Labyrinth der Fische zu sehen, deren halbcirkelförmige Canäle im Begriff sind, einfacheren Bildungen Platz zu machen. Ward einmal das Auge nebensächlich für die Cyclostomen, so ist kein Grund abzusehen, weshalb das Gehörorgan nicht ebenfalls degeneriren sollte, da für die Thiere vollständig gesorgt war, sobald sie einmal an ihrem Wohnthier angesogen oder eingebohrt waren. Und auch hier wird diese Auffassung wiederum durch das Factum unterstützt, dass das Gehörorgan der Petromyzonten wesentlich von dem der Myxinoiden abweicht, welches letztere weit degenerirter erscheint. Ja der Unterschied in der Structur des Gehörorgans von Myxine und Petromyzon ist fast grösser, als der Unterschied zwischen Petromyzon und irgend einem Teleostier oder gar Amphibium.

Auch die Gestaltung des Geruchsorganes giebt Gelegenheit neben partieller Fortbildung deutliche Spuren von Rückbildung zu erkennen. Wäre die Nasengrube der Cyclostomen von Anfang an als unpaares Gebilde dagewesen, so würden schwerlich die Riechkolben des Gehirns ihren Eintritt in diese Kapsel durch zwei gesonderte Oeffnungen gefunden haben, wie es doch in der That der Fall ist. Dieser doppelte Durchbruch am Grunde der Nasenkapsel deutet vielmehr darauf hin, dass die Vorfahren der Cyclostomen wie die übrigen Wirbelthiere von Anfang an zwei Nasengruben besassen, die erst durch Einflüsse der veränderten Lebensbedingungen der Cyclostomen zum Verschmelzen gebracht wurden. Dass solche Einflüsse thätig sind, geht auch wohl aus der Verschiedenheit der Nasenbildung bei Myxinoiden und Petromyzonten hervor, welche den Anlass zu ihrer Benennung *Hyperotreta* und *Hyperoartia* gegeben, Cyclostomen mit durchbohrtem Gaumen, bei denen der Nasengang in den Schlund sich öffnet, und solche mit undurchbohrtem Gaumen und blindem Nasengaumengang.

Es folgt hieraus zur Genüge, dass auch die Gestalt des Gehirns und die Structur seiner Umhüllung als rückgebildet betrachtet werden müssen, wie sich ja auch so mancherlei eigenthümliche Dinge im Rückenmarke gefunden haben. Darauf hier näher einzugehen, liegt nicht in dem Plane dieser Schrift.

Wohl aber muss ich einige Worte über die Gestaltung des Kiemenapparates der Cyclostomen sagen. Zunächst tritt auch hier wieder in allerstärkster Weise die Verschiedenheit in dem Baue der Myxioniden und der Petromyzonten hervor, die fast grösser ist, als die Unterschiede aller übrigen Fische zusammengenommen. Während die Petromyzonten einen complicirten knorpligen Kiemenkorb besitzen, entbehrt der Kiemenapparat der Myxinoiden fast jeder Spur von Knorpel. Die bisherige Auffassung würde darin vielleicht ein Zeichen erblicken, dass es bei Myxine noch nicht zur Bildung eines Kiemenskeletts gekommen sei. So unwahrscheinlich nun auch ist, dass in einer Organisation wie derjenigen von Myxine zwischen den einzelnen Kiemensäcken Knorpelstäbe erzeugt werden sollten, so möchte doch das Vorhandensein eines S-förmig gebogenen Knorpelstückes in der Wandung des Ductus cutaneooesophageus einen Anhaltspunkt dafür liefern, dass in der That hier ein Kiemenskelett begonnen werden sollte. Ich glaube indess, auch hier wird die entgegengesetzte Auffassung den Sieg davon tragen, und dieses Knorpelstück wird vielmehr als ein Beweis angesehen werden, dass Myxine ein von seinen Vorfahren besessenes Knorpelgerüst verloren hat, dessen letzter Rest in jenem Knorpel des Ductus oesophago-cutaneus zu erkennen ist. Darüber wird die vergleichende Embryologie entscheidendes Material beibringen, obschon es gar nicht unmöglich wäre, dass schon die Embryonen der Myxinen ein Knorpelskelett für ihre Kiemen nicht mehr bilden.

Ein weiteres Zeichen zerfallender höherer Organisation giebt sich in der Asymmetrie der Kiemenspalten mehrerer Myxinoiden zu erkennen, bei denen 7 Kiemenspalten auf der einen, 6 auf der andern Seite zu finden sind. Bei den Petro-

myzonten wiederum münden sämmtliche Kiemen getrennt aus, während bei den Myxinen eine einzige Oeffnung jederseits für die sämmtlichen Kiemengänge besteht, *Bdellostoma* aber, eine Myxinoide, die Verhältnisse der Petromyzonten erkennen lässt. Das auffallendste Element des gesammten Kiemen-Apparates der Myxinen besteht aber in dem Ductus oesophago-cutaneus, dessen die Petromyzonten völlig entbehren. Und auch dieser Ductus besteht nur auf einer Seite, auf der linken, vermehrt also noch die Asymmetrie.

Fragen wir nun aber nach dem Grunde des Verlustes des Kiemenskelettes bei den Myxinoiden, so erscheint als zureichende Antwort wiederum der Hinweis auf das Factum, dass die Myxinen in den Körper ihrer Wohnthiere einzudringen pflegen. Dabei war jeder äussere Anhang nachtheilig, und Kiemen wären durchaus gefährdet gewesen. So rückten sie in das Innere der Kiemenspalten, wie sie es ja auch andern Fischen, wenn auch freilich in anderer Weise, thun. Dass aber das Knorpelskelett der Kiemen verschwand, hat wahrscheinlich seinen Grund in der Nothwendigkeit, die für die Myxinen bestand, beim Eindringen in den Körper des Wohnthieres den eignen Körper so stark als möglich zusammenzupressen. Existirt doch ein eigner von Joh. Müller als schiefer Bauchmuskel beschriebener Muskel, welcher in merkwürdiger Gestaltung den ganzen Körper sehr stark zusammenpressen kann (l. c. I. pag. 246 ff.). Vielleicht gehen wir nicht fehl, wenn wir die grosse Beweglichkeit des Kiemenskeletts der Petromyzonten auf ähnliche Ursachen zurückführen.

Als eine weitere Degeneration, die auf höher organisirte Fische als Vorfahren deutet, müssen wir das sog. Fettzellgewebe betrachten, das in dem Canale sich findet, der über dem Rückenmarks-Canale gelegen ist. Dieser Canal ist durchaus homolog mit dem bei Ganoiden und Teleostiern bestehenden Canal für das *Ligamentum longitudinale superius*, und das in ihm befindliche Fettzellgewebe der Cyclostomen scheint mir den Zerfall dieses Ligaments anzudeuten, nicht umgekehrt den

Beginn. Das Bestehen des Ligamentum longitudinale superius ist sicherlich zurückzuführen auf eine Unterstützung der Rückenflossen und ihrer Flossenträger, — dürfen wir also aus dem Fettzellgewebe der Cyclostomen auf ein früheres Vorhandensein jenes Ligamentum schliessen, so dürfen wir auch weiter auf früheren Bestand von Rückenflossen, Flossenstrahlen und Flossenträgern schliessen, deren letzte Spuren uns auch noch erhalten sind in der Schwanzflosse der Cyclostomen. Im Zusammenhang hiermit begreifen wir auch das Vorhandensein der kleinen Knorpelstücke in der Scheide des Rückenmarks der Petromyzonten, in denen wir rudimentäre Ueberreste der Bogenstücke ehemaliger Wirbel erkennen, wir begreifen auch den Knorpelstreifen in der äussern Scheide der Chorda, der mit dem Schädel zusammenhängt und an dem die Knorpel des Kiemenkorbes befestigt sind. Wir begreifen alle diese Bildungen, — aber eben nur auf Grund der hier aufgestellten Hypothese, dass die Cyclostomen degenerirte Fische seien.

Wir müssen uns nun zu einer Prüfung der embryologischen Verhältnisse wenden, und werden dabei auf diejenigen Argumente stossen, in denen die bisherige Auffassung der Cyclostomen-Natur den stärksten Rückhalt fand.

Bekannt ist uns nur die Embryologie von *Petromyzon Planeri*, bekannt fernerhin, dass aus dem Eie dieses Petromyzon sich zunächst eine Larve, das früher als *Ammocoetes branchialis* beschriebene Thier, entwickelt, aus dem erst nach mehreren Jahren das geschlechtsreife Thier durch Verwandlung hervorgeht. Und da diese Larve in vielen Punkten tiefer steht als das ausgebildete Thier, selbst aber dem *Amphioxus* sehr ähnelt, so wird daraus mit ziemlicher Bündigkeit gefolgert, dass Amphioxus-ähnliche Thiere die Vorfahren der Cyclostomen seien, und dass die Larvenbildung der Letzteren die Recapitulation jener Abstammung sei.

Leider wissen wir wiederum nur wenig von der Lebensweise des *Ammocoetes*. Immerhin aber sind die wenigen No-

tizen, die in Rathke's „Anatomie des Querder's“ enthalten sind, höchst lehrreich. Auf Seite 91 dieser Schrift sagt Rathke: „— ich erlaube mir, eine mir brieflich mitgetheilte, die Nahrungsweise des Querder's betreffende Bemerkung des Hrn. Dr. Römer-Buchner anzuführen: „Ammocoetes“, sagt er, „frisch in Weingeist gethan, röthete denselben, während Petromyzon Planeri demselben die schönste grüne Farbe mittheilte. Mehrere Exemplare von Ammocoetes waren an den Kiemenlöchern, der Brust und dem vorderen Theile der Bauchhöhle ganz roth. Sollte diese Farbe nicht von genossenem Blute herrühren, da Ammocoetes sich gern an alle Thiere, sowohl frische, als in Fäulniss übergegangene ansaugt?“ — Weiterhin bemerkt Rathke: „Nicht unmerkwürdig scheint mir die Beobachtung zu sein, dass sich im Darme des Querders gewöhnlich eine, und zwar verhältnissmässig nicht ganz unbedeutende Quantität von Thonerde vorfindet. Fast scheint es hiernach, als frässe dieses Thier, das unmöglich eine in grösseren festeren Stücken bestehende Nahrung in seinen Darm bringen kann, den dünneren breiartigen Schlamm der Flüsse nur deshalb, um sich die diesem beigemengten und schon zerkleinerten vegetabilischen und animalischen Stoffe anzueignen.“ In seiner Bearbeitung der „Süsswasserfische von Mittel-Europa“ sagt v. Siebold: „Die Farbe dieser Ammocoetes-Larve ist schmutziggelb, auf dem Rücken zu beiden Seiten der gelben Mittellinie mit einem dunkelbraunen Längsstreif, der sich nach vorn über die Oberlippe hinzieht. Silberglanz ist nirgends in der Haut wahrzunehmen. In diesem Zustande lebt diese Larve stets im lehmigen Schlamme verborgen, und verlässt nur gezwungen ihren Versteck. Ihren Mundnapf benutzt dieselbe niemals zum Ansaugen. Den Trieb sich im Schlamme verborgen zu halten, zeigen die jungen Ammocoetes von Anfang an, wie ich mich an 6 Linien langen jungen Ammocoetes-Larven mit eigenen Augen überzeugte.“

In einem sehr wichtigen Punkte also widersprechen sich diese beiden Mittheilungen. Nach der einen saugen sich die

Ammocoetes gern an lebende wie todte Thiere an, nach der andern niemals. Wie es sich damit verhält, ob Beide Recht haben, lässt sich ohne neue Beobachtungen oder Erkundigungen schwerlich feststellen, — jedenfalls aber ist die Existenz im Schlamme, den Ammocoetes nur ungern verlassen soll, eine so beengte, um nicht zu sagen stupide, dass man vollkommen begreift, wie seine Organisation eine so sehr niedere geworden ist.

Ich vermuthe nun, dass diese verborgene Existenz im Schlamme ein Neu-Erwerb der betreffenden Petromyzonten ist. Sie dauert gerade so lange, bis die Geschlechtsdrüsen die Reife erlangt haben, dann tritt innerhalb mehrerer Monate die Ausbildung der Petromyzon-Form ein, die Thiere begatten sich und — sterben ab. Aus welchen Motiven diese mehrjährige Larvenexistenz nöthig geworden ist, weiss ich vorläufig nicht zu sagen, und weshalb überhaupt noch die Ausbildung der Petromyzon-Form nöthig wird, um die Begattung vorzunehmen, ist mir gleichfalls bis jetzt nicht so verständlich geworden, dass ich es unter irgend einem Gesichtspunkte als Nothwendigkeit hätte erkennen können. Dass aber, wenn einmal die Existenz im Schlamme grössere Sicherheit für die jungen Petromyzonten bot, die Organisation neue Wege einschlug, um sie für diese Existenz besser auszustatten, das ist leicht begreiflich. Zunächst ward der Besitz von Flossen noch überflüssiger als bei den Erwachsenen, das Kopfende des Körpers ward spitzer, weil das Verschwinden im Schlamme dadurch erleichtert ward, die Ausrüstung der Lippen mit Knorpeln ward aus gleichem Grunde unterlassen, und trat erst allmälig ein, sobald sich das Ansaugen der Petromyzonten-Form vorbereitete. Die Ernährung hatte keine Schwierigkeit mehr, sobald Ammocoetes in der Weise vieler andrer am Grunde von Gewässern lebender Thiere den Schlamm verschluckte und die darin enthaltenen Organismen als Nahrung verdaute.

Von hohem Interesse ist die Entwicklungsgeschichte des Kiemen-Apparates. Aus Max Schulze's Untersuchungen

wissen wir, dass am Tage nach dem Auskriechen aus dem Eie, — das bei *Petromyzon Planeri* sehr früh erfolgt, — die Mundöffnung und die Kiemenspalten entstehen, als Einstülpungen der äusseren Haut. Wir wissen auch, dass eine unpaare Einstülpung an der rechten Seite der Larve versucht wird, aber dass diese Bildung ohne Folgen bleibt und nach kurzer Zeit wieder verschwindet. Offenbar lehrt sie uns, dass zwischen Mund und Kiemenspalten des sich entwickelnden Thieres andre Kiemenspalten enstehen wollten, aber bereits in der Entwicklung unterdrückt werden. Fernerhin lernen wir daraus, dass der knorplige Kiemenkorb in seinen ersten Anfängen durchaus so angelegt wird, als sollten einfache Kiemenbogen entstehen. Zwischen den einzelnen Kiemenspalten, — deren von vorn nach hinten fortschreitend 7 jederseits entstehen, — bilden sich dünne Knorpelstreifen aus, die ursprünglich nicht mit einander verbunden sind, ebensowenig wie die andrer Fische. Erst später verwachsen zunächst die unteren Enden dieser Knorpelstäbe, indem sie sich nach hinten umbiegen und mit dem Kiemenbogen der nächsten Zwischenwand verbinden. Noch später wachsen je zwei Querstäbe von jedem Kiemenbogen nach vorn vor, schliessen die kleine Kiemenspalten-Oeffnung zwischen sich ein und erreichen beinahe den Kiemenbogen, der vor ihnen liegt. Bei *Petromyzon fluviatilis* finden wir diese Bildung noch vervollkommnet. Der Kiemenkorb besteht aus den ursprünglichen Kiemenbögen, die aber sowohl am Rücken, d. h. an der Chorda, wie am Bauche mit einander verwachsen sind. Ausserdem haben die Querstäbe, die wir eben von der *Ammocoetes*-Form von *Petromyzon Planeri* beschrieben, die vor ihnen liegenden Kiemenbögen erreicht, sind mit ihnen verschmolzen und umgeben somit die Kiemenspalte mit einem geschlossenen Ringe. Weiter zeigen die eigentlichen Kiemenbogen noch über und unter diesem Ringe knorpelige Auswüchse, die verlängert, gleichfalls obere und untere Knorpelringe herstellen würden, und, falls die Kiemenspalten statt klein und rund zu sein, lang und schmal wären, dieselben in eben

so viele Abschnitte theilen würden, als Querstäbe von einem Kiemenbogen zum andern gehen. An *Petromyzon fluviatilis* sehen wir ferner auch eine entschiedene Tendenz zu weiterer nach hinten sich ausdehnender Fortbildung des knorpligen Kiemenkorbes.

Die Kiemenblättchen der *Petromyzon Planeri* und *fluviatilis* sind, wie schon oben bei der Darstellung der entsprechenden Verhältnisse von *Myxine* gesagt wurde, nicht nach aussen gerichtet von den Kiemenbögen, sondern sie richten sich nach innen. Und da ist zu bemerken, dass die Kiemenblättchen, die zu einem Kiemenbogen gehören, in das Innere von zwei Kiemenspalten sich begeben. Das hängt wahrscheinlich so zusammen: Jeder Kiemenbogen hat eine doppelte Reihe von Kiemenblättchen, die ursprünglich aussen sassen. Infolge ihres allmäligen Einrückens in die Höhlen der Kiemenspalten entfernten sie sich mit ihren Spitzen von einander, die vordere Reihe richtete sich gegen die vor ihr liegende Kiemenspalte, die hintere gegen die hinter ihr liegende. Bei weiterem Fortschreiten dieser Bildung rückte die eine ganz in die vor dem betreffenden Kiemenbogen befindliche Kiemenspalte, die andre in die hinter ihm liegende, und beide verwachsen mit ihren breiteren Basen mit der Schleimhaut der betreffenden Kiemenspaltengänge. So erklärt sich, warum *Petromyzon Planeri* fünf ganze und zwei halbe Kiemen besitzt. (Vergl. Rathke, Anatomie d. Querder's pag. 82.) Da vor der ersten und hinter der siebenten keine weiteren Kiemenspalten erhalten sind, so konnte auch bei dem Process des Einrückens der Kiemenblättchen in die Kiemenspaltengänge, die vordere Reihe der ersten Kieme und die hintere der letzten nicht erhalten werden, — sie gingen also zu Grunde. Weiter aber erklärt sich durch diese Betrachtung noch ein andres sehr merkwürdiges Factum, nämlich die Gestalt der Kiemen der *Myxinoiden*. Dieselben haben, statt einen knorpligen Kiemenkorb auszubilden, sogar die einfachen knorpligen Kiemenbögen eingebüsst, ihre Kiemengänge haben sich sehr verlängert und mit den Kiemen-

blättern ist es so gegangen, dass sich zu je einer Kieme die vordere Reihe der hinteren Kieme und die hintere Reihe der vorderen Kieme verbunden haben, so dass in der That die Kiemensäcke der Myxinoiden aus Kiemenhälften verschiedener Kiemen bestehen. Auf diese einfache Weise erklärt sich eine Bildung, der zu Gefallen man die Cyclostomen als *Marsipobranchii* von allen übrigen Fischen geschieden hat.

Weitere nicht unwichtige Verschiedenheiten in dem Bau des Kiemenapparates der Cyclostomen finden sich in der Zahl der Kiemenspalten, die bei verschiedenen Myxinoiden bis auf eine, in der äusseren Haut vorhandene, zu Grunde gegangen sind. Dies Factum ist darum wichtig, weil es beweist, wie bei vollkommener Erhaltung der inneren, Darm-Kiemenspalten, die äusseren, Haut-Kiemenspalten, zu Grunde gehen können. Schon Rathke macht darauf aufmerksam, dass beim Querder die Kiemenspalten von aussen verschlossen werden können durch eine Hautfalte; diese Falte kann ganz verwachsen und dann sind die äusseren Kiemenspalten beseitigt.

Was nun die Natur der knorpligen Querstäbe anlangt, so glaube ich in ihnen Theile zu gewahren, die den Kiemen selbst im Gegensatz zum Kiemenbogen angehören und ursprünglich als Stützen der aussen befindlichen Kiemen fungirend, erst, als die Kiemenblätter vollständig in das Innere der Kiemengänge rückten, von dieser Function frei wurden und die Elemente boten, aus denen der Kiemenkorb erstand.

In den Bereich der Erörterung über den Kiemenapparat müssen wir nun auch mehrere Bildungen ziehen, welche vor dem Kiemenkorbe der Cyclostomen gelegen sind. Zunächst die Lappen oder Falten, welche die Rachenhöhle von der Kiemenhöhle trennen. In ihnen, glaube ich, dürfen wir eine umgewandelte Kieme erkennen, und ich bin sehr geneigt, mit C. E. v. Baer dieselben für Homologa der Pseudobranchien der Fische zu halten (vergl. Joh. Müller *Myxinoiden* Angiologie pag. 233). Von der Function der Nebenkiemen haben wir einstweilen herzlich wenig Kenntniss, und hätte nicht

Joh. Müller a. a. O. so ausführlich davon gehandelt, so würden wir auch die ausserordentlich merkwürdige und unter dem Gesichtspunkte des Princips des Functionswechsels so sehr interessante Umbildung der Nebenkiemen zu einer Art von „Blutgefässdrüse" nicht kennen. Vielleicht steht mit dieser Natur der Schlundhöhlen-Falten, die ehedem als Kiemen functionirten, auch die im Embryo des *Petromyzon Planeri* anfänglich zwischen Mundöffnung und Kiemenspalte auftretende Einstülpung in Verbindung, die dann als Homologon des Spritzloch's der Plagiostomen zu deuten wäre. Die rudimentäre Natur dieser Nebenkieme bei den Cyclostomen wäre dann ein weiteres Argument für die allgemeine Degeneration, welche die typische Fischgestalt und Organisation in diesen Thieren erlitten hat.

Die zweite Bildung, die wir hier noch zu berücksichtigen haben, sind die Lippenknorpel und die den Mund umstehenden Tentakel. Es ist schwer, sich des Gedankens zu entschlagen, dass in diesen Tentakeln der Cyclostomen, wie in den Bartfäden andrer Fische, Ueberreste von Kiemen erhalten sind, die dem Kieferbogen angehören, oder einen weiteren Hinweis dafür bieten, dass selbst vor den Kiefern und der Mundspalte, Kiemenbögen und Kiemenspalten befindlich waren, die untergegangen sind und nur die Labialknorpel und diese Bartfäden übrig liessen. Es wird gewiss nicht leicht sein die Homologa der Kopfknorpel und Knochen der Cyclostomen bei den typischen Fischen, seien es es nun Ganoiden, Selachier oder Teleostier nachzuweisen, — aber wird das Problem einmal von dem hier vertretenen Gesichtspunkte ihres genealogischen Zusammenhanges aus in Angriff genommen, so wird es vielleicht besser gelingen, als wenn aus dem Skelett der Cyclostomen das Skelett der Ganoiden etwa verstanden und abgeleitet werden soll.

Nach diesen Erörterungen über das Kiemenskelett kehren wir zurück zu der Untersuchung der Frage, warum in der Existenz der Ammocoetes-Larvenform der Petromyzonten kein

entscheidendes Kriterium dafür gegeben ist, dass die Petromyzonten von Ammocoetes- ähnlichen Vorfahren abstammen.

Meiner Auffassung nach ist die Ammocoetes-Larve nur darum von Petromyzon unterschieden, weil ihre Lebensweise im Schlamme ihr eine verhältnissmässig sichere Existenz gewährleistet, während die Petromyzon-Lebensweise das nicht so erfolgreich vermag, der Schlamm-Aufenthalt aber zugleich noch weniger Anforderung an höhere Organisation stellt, als die Petromyzon- und Myxinen-Lebensweise. Man könnte fast erwarten, dass Ammocoetes branchialis einstmalen als Ammocoetes geschlechtsreif werde, sich mit Ammocoetes begatte und Ammocoetes-Nachkommenschaft erzeuge.

Dass dies nicht allzu unmöglich ist, lehrt unter Anderm die Entdeckung der Cecidomyien-Fortpflanzung. Wäre für die Ernährung und Sicherheit der Fliegen ebenso gut gesorgt, wenn sie als fertige, wenn auch ganz kleine Fliegen das Ei verliessen, so würden wir sicherlich keine Larvenform mehr haben, sondern Kopf, Thorax und Abdomen, Flügel und Halteren, kurz Alles, was die Dipteren-Imago vor den Dipteren-Larven auszeichnet, würde bereits im Ei angelegt und in Duodezform ausgebildet werden. Das geschieht aber nicht, entweder weil die Ernährungsmöglichkeit für die winzige Fliege zu gering ist, oder weil die Feinde zu zahlreich sind.

Die Larven dagegen leben mitten in den Stoffen, die ihr Futter bilden, und die zugleich ihren sichersten Schutz gegen verfolgende Raub-Insecten, Eidechsen, Vögel, kurz gegen alle ihre Feinde ausmachen. Dieser Lebensweise der Larve ist es zuzuschreiben, dass ihre Extremitäten keine Entwicklung gewonnen haben, dass die Mundwerkzeuge sehr viel einfacher sind, als in andern Larven, dass weder die feste Körperbedeckung, noch die höheren Sinnesorgane sich ausbilden, mit einem Worte: die Lebensweise ist das Agens, das die Madengestalt so lange aufrecht hält, bis das Wachsthum die normale Grösse erreicht hat und die Gewebsmaterialien da sind, aus denen die Fliege hervorgehen kann. Die Anlage sogenannter

Imaginalscheiben lässt sich so verstehen, denn sie scheint ebenso sehr ein Aufhalten der Entwicklung darzustellen, wie etwa eine Verkürzung.

Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, dass die Vorfahren der Fliegen an allen Segmenten Fussstummel oder sog. *Pedes spurii* besessen haben, — die Larven aber haben nur am letzten Abdominal- wie am ersten Thoracal-Segmente Pedes spurii, und bei mehreren fehlen auch diese. Fragt man nach dem Grunde, so lässt sich schwerlich etwas Besseres antworten, als dass die Lebensweise der Made diese Fussstummel überflüssig machte. Die ausgebildeten Insecten bedürfen der Beine nur am Thorax-, und an den Thoracal-Segmenten der Larve bilden sich schon sehr frühzeitig die Imaginal-Scheiben aus, welche später die Beine darstellen. Diese frühzeitige Anlage der Beine, die erst viel später ausgebildet werden und zur Function gelangen, halte ich für eine Hemmungsbildung, nicht für eine Verkürzung und Beschleunigung der Entwicklung, obschon es sehr schwer ist, überhaupt bestimmte Demarcationslinien für diese Vorgänge angeben zu wollen. Dieselbe Bildung zeigt sich bei den Flügeln, ja auch im Kopf bei den Fliegen. Ich habe ähnliche Zustände in der Entwicklung der Ameisen gesehen, und muss dieselben auf ähnliche Weise erklären. Die Ameisenlarve ist das hülfloseste Geschöpf von der Welt, sie kann sich nicht einmal selber ernähren. Die ausgebildeten Ameisen tragen sie umher und ernähren sie. Dadurch sind nicht nur ähnliche Hemmungsbildungeu hervorgerufen, wie bei den Fliegen, sondern eine noch um vieles auffallendere. Der Mitteldarm, welcher der eigentlich verdauende und resorbirende Abschnitt des ganzen Darmtractus bei den Insecten ist, verbindet sich während des ganzen Larvenlebens nur mit dem Oesophagus, nicht aber mit dem Hinterdarm, so dass der letztere keine Faecalien aus dem Darmtractus empfängt, sondern nur die Ausscheidungen der Malpighi'schen Gefässe. Nun habe ich aber auch niemals eigentliche Faecal-Massen in dem Darm der Ameisen-Larven gefunden, sondern

nur eine braune flüssige Masse, umgeben von einer je nach der Grösse der Larven verschieden grossen Zahl von Cuticular-Häuten des Mitteldarms. Entweder entleeren also diese Ameisenlarven die Faecal-Massen durch den Oesophagus, oder aber sie resorbiren die empfangene Nahrung so vollständig, dass keine Faecalien übrig bleiben. Und so würde man begreifen können, dass schliesslich die Verbindung zwischen Hinterdarm und Mitteldarm so lange fehlt, bis eine andre Ernährungsweise der Ameise auch andre Verdauungsvorrichtungen verlangt. Die während der Larvenzeit unterbrochene Communication des gesammten Verdauungstractus wäre aber ein Erwerb der Larve, nicht ein ererbtes Verhältniss der Ameisen-Vorfahren.

Es giebt indess bei den Insecten ein noch merkwürdigeres Verhältniss der Unterbrechung der Entwicklung durch eingeschobene Larven-Zustände. Es ist das die bekannte Verwandlungsgeschichte von *Meloë*. Die erste Larve erscheint als kleines, hexapodes Thierchen, wie so viele andre Käferlarven. Als solches heftet es sich an den Leib von Hymenopteren, geräth in deren Nester, lebt halb-parasitisch weiter und wird vollständig zu einer dicken fusslosen Made, die dann erst die normale Puppen- und Imago-Verwandlung durchmacht. Diese eingeschobene Phase des Madenlebens ist sicherlich nur auf Rechnung des halb-parasitischen Lebens zu setzen, und demgemäss als ein Neuerwerb, nicht als ein Erbstück zu betrachten.

Durch die Anführung dieser Fälle wollte ich anschaulich machen, dass die Larven-Entwicklung des Ammocoetes wahrscheinlich auch ein in die Entwicklung der Petromyzonten eingeschaltetes Element, und nicht auf ihre Vorfahren zurückzubeziehen ist. Es ist das darum von hoher Wichtigkeit, weil die unzweifelhaft intimen Verwandtschaftsbeziehungen der Ammocoetes-Larve mit *Amphioxus* glauben gemacht haben, dass amphioxus-ähnliche Vorfahren der Petromyzonten in dieser Ammocoetes-Larve ihre Recapitulation gefunden haben. Es ist aber wahrscheinlich das Umgedrehte der Fall. Ammocoetes stellt be-

reits einen hohen Grad der Degeneration dar, welche die Fisch-Organisation erlitt infolge der parasitischen Lebensweise, denen sich Nachkommen der Fische hingegeben haben. Lassen wir Ammocoetes als Ammocoetes geschlechtsreif werden, Ammocoetes-Nachkommen erzeugen, — wie Cecidomyia-Larven ähnliche Larven erzeugen, — und denken wir uns den Kampf um das Dasein, die natürliche Züchtung und den Functionswechsel zwischen den Nachkommen dieser geschlechtsreifen Ammocoetes in Thätigkeit, so wird es uns nicht mehr schwer werden, die Fisch-Organisation in starker Umbildung und Degeneration auf der einen Seite im *Amphioxus*, auf der andern in den *Tunicaten* wieder zu erkennen.

Amphioxus hat das Zerstörungswerk fortgesetzt, das von den Cyclostomen in seinen sehr entschiedenen Anfängen dargestellt wird. Schädel, Gehirn, Sinnesorgane, Wirbelsäule, Nieren und Urnieren, Leber, — kurz fast Alles, was die höhere Organisation der Wirbelthiere ausmacht, hat Amphioxus verloren und hat dafür nur eine Formation höher entwickelt, — den Kiemenkorb.

Es ist wiederum die Lebensweise des Thieres, die wir zunächst ins Auge zu fassen haben, um uns Rechenschaft von all den Umwandlungen und Verlusten zu geben, die uns in diesem Verlorenen Sohn der Wirbelthiere entgegentreten.

Amphioxus existirt, wie *Ammocoetes*, im Sande, den er, so weit es uns bekannt ist, nur verlässt, wenn er aufgestört wird. Durch das Agens der Flimmerbewegung und das Spiel der Cirren vor seinem aus dem Sande hervorstehenden Munde erzeugt er einen Wasserstrom, der ihm Diatomeen, Larven, Infusorien, kurz Alles, was im Wasser umherschwimmt und klein genug ist, um in seine Mund-Oeffnung eingehen zu können, zuführt.

In diesen vor dem Munde stehenden Cirren haben wir wohl nichts Andres, als die etwas veränderten Bartfäden und Tentakeln der Cyclostomen und Fische wiederzuerkennen, welche wir als letzte Reste von Anneliden-Kiemen früher

schon in Anspruch nahmen. Sie sind hier aber von doppelter Bedeutung, weil sie allein noch den Beweis liefern, dass die Kiemen des Amphioxus, trotz der ausserordentlichen Umwandlung, die sie erlitten haben, dennoch von Anfang an als äussere Kiemen bestanden haben, mit Kiemenspalten und Kiemengängen, mit Kiemenbögen und knorpligem Kiemenskelett, — genau so wie sie bei allen Fischen ursprünglich erscheinen und von ihren Anneliden-Vorfahren entwickelt worden sind.

Schon bei den Cyclostomen sahen wir die allmälige Veränderung des Athmungsapparates, die Herstellung eines Kiemenkorbes aus den Kiemenbögen und Kiemenstrahlen, die Einlagerung derselben in das Innere der Kiemengänge und die sonderbare Verbindung der Theile zweier Kiemen zu einer sogenannten Beutelkieme. Es sind die Anfänge des Vorganges, der, bei Amphioxus und noch mehr bei den Tunicaten sich vollendend, den gesammten Kiemen-Apparat aus der Körperwandung, der er ursprünglich angehört, in die Darmwand, mit der er ursprünglich nichts zu schaffen hat, dislocirt hat. Stellen wir uns vor, dass bei Myxine z. B. die äusseren Kiemengänge zu Grunde gingen, dass auch von dem Ductus oesophago-cutaneus nichts erhalten bliebe als die blosse Ausmündungs-Oeffnung an der Seitenwand des Körpers, dass aber die einzelnen Kiemen das Wasser aus der Mund-Oeffnung und durch die innern Kiemengänge empfingen, um es dann durch die übriggebliebenen Oeffnungen der zu Grunde gegangenen äusseren Kiemengänge in die grosse Pleuroperitonealhöhle zu entleeren, von wo es durch die Ausmündung des gleichfalls zu Grunde gegangenen Ductus oesophago-cutaneus wieder austräte, — so haben wir im Ganzen und Grossen durchaus die Einrichtung des Kiemen-Apparates des Amphioxus und der Tunicaten.

Bei Amphioxus, — um zunächst dabei stehen zu bleiben, — hat das Kiemenskelett bereits so hohe Complication durch Bildung der Querstäbe erreicht, dass scheinbar nichts mehr an die alte Bildung bei den Fischen erinnert, und die dazu aufge-

tretene Flimmerbewegung in den einzelnen kleinen Oeffnungen des Kiemenkorbs könnte vollends die Meinung erwecken, als sei hier etwas wesentlich Verschiedenes vorhanden. Aber die Flimmerbewegung ist ein Eigenthum der Darmschleimhaut, welche das gesammte Skelett des Kiemenkorbes auf all seinen innern Flächen überzieht, und die grosse Gliederung des Kiemenkorbes haben wir so eben auf die Anfänge bei den Cyclostomen zurückgeführt. Es ist dabei wichtig, noch zwei weitere Erbstücke der Cyclostomen und damit der Fische bei Amphioxus zu reclamiren. Zunächst handelt es sich um die Falte, welche zwischen Mundhöhle und Höhle des Kiemenschlauches sich findet, und ähnlich wie die entsprechende Falte bei Ammocoetes und den Petromyzonten in mehrere Franzen ausgelappt ist. Sie spricht sehr deutlich von der Homologie der Cyclostomen und des Amphioxus. Dann aber bietet auch die Art und Weise, wie das Kiemenskelett des Amphioxus durch einen bandartigen Streifen jederseits an die Chorda befestigt ist, eine sehr nahe Beziehung mit ähnlichen Verhältnissen der Petromyzonten dar. Von Ammocoetes beschreibt Rathke (a. a. O. pg. 64) eine Einrichtung folgendermassen: „Zwischen den Kiemen befindet sich dicht unter der Wirbelsäule ein durch die ganze Länge der Brusthöhle und parallel mit der Mittellinie des Körpers verlaufender schmaler und mässig dicker Lappen, der an seinem untern Ende mehrfach ausgeschweift und an seinen beiden Seiten mit dem obersten Theile aller Kiemen verwachsen ist. Er besteht aus einer zellgewebartigen Masse, die unten und an den Seiten von der zarten, beinah mukösen Haut, welche die Brusthöhle auskleidet und sich über alle Kiemen hinwegzieht, umhüllt wird.“ Wenn hiernach die Zusammengehörigkeit des Kiemenkorbes der Cyclostomen mit dem des Amphioxus nicht weiter zweifelhaft erscheint, so wird es wohl auch richtig sein, den Porus abdominalis des letzteren als letzten Rest einer uranfänglichen äusseren Kiemenspalte, die Höhlen aber, welche in den sog. zeitlichen Hautfalten sich finden und welche in dem Porus abdominalis ausmünden, als

einen Abschnitt der Pleuroperitonealhöhle in Anspruch zu nehmen.

Haben wir hiermit die characteristischeste Neubildung des Amphioxus, den Kiemenkorb im Anfange des Darmschlauches, auf bekannte Theile der Cyclostomen und Fische zurückgeführt, so ist es leicht, die übrigen Theile der Organisation des Lanzettfischchen's als die Producte der Degeneration zu begreifen.

Von festen Skeletttheilen haben sich nur die knorpligen Flossenstrahlen erhalten. Sogar die letzten Reste der oberen Bogen, welche bei den Petromyzonten noch zu erkennen waren, sind verschwunden, auch enthält der Canal zur Aufnahme des Ligamentum longitudinale superius weder in seinem Hohlraum Spuren dieses Ligamentum, noch auch Spuren knorpliger Bogen, — ja sogar das knöcherne Felsenbein, das noch beim Ammocoetes der Verwüstung des Parasitismus getrotzt hatte, ist verschwunden, — der Schädel ist gänzlich zu Grunde gegangen, und die Chorda dorsalis stösst mit ihrer vorderen Spitze zugleich an die Spitze des ganzen Körpers.

Von dem Auge ist nichts mehr, als einiges unregelmässig vertheilte Pigment übrig, die Nase ist als kleines Wimpergrübchen noch zu erkennen, das Gehörorgan wird im Embryo noch gebildet, geht aber in der Larve schon zu Grunde. Von dem Gehirn mit seinen Höhlen ist nur noch die etwas angeschwollene Spitze des Nervenrohres zu erkennen, und im Embryo schliesst sich das Medullarrohr zuletzt an der Stelle, welche dem Sinus rhomboidalis des verlängerten Markes entspricht.

Wie die andern Theile sich gestaltet haben braucht hier nicht weiter erörtert zu werden, — bei einer neuen eingehenden Anatomie, wie wir sie wohl nächstens von irgend einer Seite zu gewärtigen haben werden, wird sich das Alles von selbst ergeben. Nur noch die embryonale Entwicklung möchte ich hier besprechen.

Nachdem jetzt darauf hingewiesen und einigermassen

wahrscheinlich gemacht worden ist, dass Amphioxus ein degenerirter Fisch und als solcher ein vergleichsweise modernes Geschöpf ist, erscheint es mir von hoher Bedeutung, dass eben dieser Amphioxus eine so von allen übrigen Wirbelthieren abweichende Embryonal- und Larven-Entwicklung hat. Nach Kowalevsky's Forschungen, die zu wiederholen und zu prüfen mir leider noch immer unmöglich gewesen ist, bedeckt sich der Embryo sehr frühzeitig mit Cilien und rotirt innerhalb der Eihülle. Sehr schnell, wenn dies einmal geschehen ist, durchbricht er dann auch die Eihülle und schwimmt frei umher, — als Larve. Seine ganze Organogenese macht er nun erst durch.

Wir müssen in dieser Entwicklungweise wiederum wie in der Entwicklung des Ammocoetes einen Neuerwerb erkennen, der den Fischen nicht zukam, von welchen die Cyclostomen und Amphioxus abstammen.

Dabei von Atavismus zu sprechen, kann uns schwerlich etwas helfen, — denn wir fragen sofort: warum ist dieser Atavismus gerade nur bei denjenigen Formen aufgetreten, die durch Degeneration sich auszeichnen und in ihrer ganzen Ausbildung überall Spuren des Zugrundegehens einer höhern Organisation documentiren, alle ererbten Elemente zu Gunsten eines nivellirenden Entwicklungslebens nach Möglichkeit bei Seite setzen, und nur da Neubildungen erzeugen, wo es sich um Erleichterung ihrer degradirten Existenz handelt? Es kann vielmehr von diesen Veränderungen der embryonalen Entwicklung nur als von Neuerwerb der betroffenen Thiere oder Thier-Abtheilungen gesprochen werden, die höchst wahrscheinlich im Zusammenhang mit den Lebensverhältnissen derselben stehen, denen es unmöglich ward, ihre Eier und Embryonen besser auszurüsten, — warum und wodurch? Das vermögen wir heute wohl noch nicht festzustellen.

So steht Amphioxus dieser Auffassung zufolge statt am Anfang des Wirbelthierstammes vielmehr am Ende, da wo das sogenannt Typische der Wirbelthiernatur so völlig zu Grunde gegangen ist, dass die älteren Forscher den Amphioxus als

Mollusk oder Wurm ansahen, während die neueren ihn zwar als Wirbelthier anerkennen, aber eine neue Classe, Ordnung, Familie für ihn gegründet, kurz alles gethan haben, um ihn nach Möglichkeit zu isoliren.

Wie ihn aber die Natur nicht von den höher stehenden Fischen isolirt hat, — und als Interpret der Natur nach dieser Seite hin wünscht diese Schrift betrachtet zu werden, — so hat sie ihn auch nicht von den tiefer stehenden *Tunicaten* getrennt, zu deren Betrachtung wir uns jetzt mit einigen Worten zu wenden haben.

Unter den Tunicaten sind es allein die Ascidien, die uns kurze Zeit zu beschäftigen haben, da durch den Nachweis genealogischer Verbindungen der Ascidien mit Amphioxus und den Cyclostomen auch alle übrigen Tunicaten als degenerirte Fische erkannt sind. Dank den bahnbrechenden Untersuchungen Kowalevsky's ist bereits seit Jahren die Ueberzeugung erwachsen, dass die Ascidien nahe Verwandte des Amphioxus sind. Die Chorda dorsalis ihrer Embryonen und Larven, der Bau ihres Kiemenkorbs und manche andre Punkte ihrer Organisation wurden lebendige Zeugen dieser Blutsverwandtschaft. Aber welcher Art der genealogische Zusammenhang war, das ist ebenso wenig erkannt worden, wie die Verwandtschaft zwischen Amphioxus und den Fischen.

Die sog. Larve der Ascidien ist ein degenerirter Fisch, wenn man will, ein degenerirtes Cyclostom, das in all den Beziehungen, welche die Organisation der letzteren von den Fischen abweichend erscheinen lässt, bis ans Extrem der Umbildung gegangen ist und noch wesentliche Veränderungen hinzugefügt hat.

Das wichtigste Element in diesem weitergehenden Degenerationsprocess ist, dass die Ascidien sich nicht mehr an Fische ansaugen und deren Körper als Nahrungsobject behandeln, sondern dass sie sich an Steine, Pflanzen, Schiffe, oder auch auf solche Körpertheile von Thieren festheften, welche wie z. B. der Cephalothorax von Krebsen oder die Röhren von

tubicolen Anneliden für etwaigen parasitischen Nahrungsgewinn sich nicht besonders qualificiren. Damit bleibt aber eine Schwierigkeit verbunden. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass die Cyclostomen, indem sie sich an die Haut der Fische anheften, ihr Blut aufsaugen, dass also die Anheftung zugleich behufs der Ernährung geschieht. Die Ascidien hingegen heften sich anscheinend mit Organen an, die vom Munde gar weit entfernt sind, ja, die Anheftungsstelle liegt der Mundöffnung der festsitzenden, geschlechtsreifen Ascidie diametral entgegengesetzt. Wie ist das zu erklären? Wiederum nur durch einen Functionswechsel. Die Ascidien haben ihren alten Mund, der mit dem des Amphioxus, der Cyclostomen, der Fische, kurz der gesammten Wirbelthiere homolog ist, verloren, und haben einen neuen bekommen, und zwar ist dieser neue homolog mit dem Nasengang der Myxinen.

Den Vorgang müssen wir folgendermassen begreifen. Die Fische nehmen das Wasser, welches sie zur Athmung an den Kiemen vorbeistreichen lassen, durch die Mundöffnung auf. Durch die Ausdehnung des Brustkorbes wird bei geöffnetem Munde das Wasser eingezogen, das dann mittelst Compression des Brustkorbes durch die Kiemenspalten wieder ausgetrieben wird. Die Petromyzonten und Myxinoiden haben infolge der Verwendung und Umgestaltung ihres Mundes als Saugscheibe nothwendigerweise eine andre Einrichtung erwerben müssen. Sie nehmen das Wasser durch die Kiemenspalten auf und entleeren es auch wieder durch dieselben; bei den Myxinoiden freilich scheint schon eine weitere Ausbildung erreicht zu sein, indem ein Kiemengang die Kieme verloren und sich sehr ausgedehnt hat, — der sog. Ductus oesophago-cutaneus — durch den das Wasser wieder austritt. Durch die Ausdehnung des Kiemenkorbes ward aber nicht nur ein Wasserstrom in die Schlund- und Kiemenhöhle durch die Kiemenspalten eingesogen, sondern auch durch den Nasengang, der infolge dessen eine besondere Ausbildung gewann, wie das bei den Myxinen insbesondre zu erkennen ist.

Sicherlich kam dieser den Nasengang durchstreifende Wasserstrom auch den Geruchs-Wahrnehmungen der Myxinen zugute, so dass die eintretenden Olfactorius-Fasern, wie überhaupt die Riechkolben der Cyclostomen eine starke Rückbildung noch nicht erlitten haben. Es ist sogar nicht undenkbar, dass die Cyclostomen mittelst des Geruches ihre Beute auswählen.

Dieser Nasengang nun ist die Mundöffnung der Ascidien geworden. Die alte Mundöffnung ging zu Grunde, als die Cyclostomen-Nachkommen sich nicht mehr an Fische behufs der Blutsaugung, sondern an leblose Körper anhefteten, aber die ursprünglichen Lippen blieben erhalten, und wir haben sie in den sog. Saugnäpfen der Ascidien-Larven wiederzuerkennen. Vielleicht sind auch die Zähne der Cyclostomen-Lippen noch in den borstentragenden Endknöpfchen der Saugnäpfe zu erkennen, und möglicherweise werden wir weiterhin auch noch die letzten Reste der Cirren oder Bartfäden auffinden, welche diesen Lippen bei den Fischen und Cyclostomen zukommen.

Auf diese Weise wird nun auch begreiflich, was viele Forscher einigermassen in Erstaunen gesetzt hat, dass nämlich die Mundöffnung der Ascidien-Larven an einer bestimmten Stelle eine Communication mit der Vorderwand der sog. Gehirnblase erhält. Diese Communication ist als letzter Ueberrest der beiden Oeffnungen des Nasensackes zu betrachten, durch welche die Olfactorius-Fasern eintraten. Aber bei den Ascidien giebt es keinen Olfactorius mehr, das ganze Gehirn geht zu Grunde bis auf das verlängerte Mark, — und so verstreicht denn auch bald diese Verbindung zwischen Mundöffnung und Gehirnblase.

Wie die Injectionsöffnung der Ascidien aber nicht mit der Mundöffnung der Fische zu homologisiren ist, so glaube ich, dürfen wir auch die beiden Afteröffnungen nicht für identisch halten. Ich glaube vielmehr in dem Porus abdominalis des Amphioxus das Homologon der Egestions-Oeffnung der Ascidien

erblicken zu dürfen. Nach Kowalevsky's Forschungen, ebenso wie nach Metschnikow's, entstehen *zwei* sog. Kloakenbläschen, mit welchen sich ein aufwärts gerichteter Blindsack des Darmcanals verbindet. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass ebenso wie diese beiden Kloaken-Einstülpungen nicht mit der Afteröffnung des Amphioxus und der Cyclostomen homolog sind, so auch derjenige Darmabschnitt, der sich in sie öffnet, nicht derselbe ist, welcher als Mastdarm der Fische fungirt. Nach Kowalevsky's Beobachtungen geht ein bedeutender Theil der embryonalen Darmanlage frühzeitig zu Grunde, — es wäre also sehr möglich, dass wir in diesem Theile den hintern Darmabschnitt des Amphioxus und der Fische zu erkennen hätten. Dann wäre ebenso wie ein dreimaliger Wechsel der Mundöffnung auch ein dreimaliger Wechsel der Afteröffnung constatirt.

Durch diese Erkenntniss wird uns nun die Auffassung der gesammten Organisation der Tunicaten, hier zunächst der Ascidien ziemlich leicht. In dem Ruderschwanz der Larven und der *Appendicularien* haben wir den hintern Körpertheil der Fische wiederzuerkennen. Die Chorda, welche bei Amphioxus sich ungehindert bis über die Riechgrube hinaus entwickeln durfte, ist in ihrer Entwicklung bei den Ascidien von vornherein beengt und wird völlig verloren, sobald das Thier sich festsaugt. Ebenso geht auch das Rückenmark zum grössten Theile verloren, nur bei einigen Formen bleibt hinter dem vorderen Ganglion, das der Medulla oblongata entspricht, noch eine Commissur, die in ein unteres Ganglion ausmündet, — wahrscheinlich stellen beide die Umbildung eines Abschnittes des Rückenmarkes dar. Dass in dem Schwanze der Ascidien noch Spinalnerven erhalten sind, wie Kupffer beobachtet hat, ist um so glaublicher, als nach Huxley's Angaben solche Nerven sich auch in dem Ruderschwanze der *Appendicularien* befinden, und nach der hier vorgetragenen Auffassung der genealogischen Beziehungen kann das nicht nur nicht Wunder nehmen, sondern muss geradezu postulirt werden.

Diese kurze Ausführung mag vorläufig genügen, um den genealogischen Zusammenhang der Ascidien mit den Fischen in das rechte Licht zu setzen. Es wird schwerlich lange dauern, bis wir vollkommen über die Homologien aller Körpertheile der Tunicaten aufgeklärt sein werden, und dann wird uns das Verständniss der Organisation dieser merkwürdigen Geschöpfe, die aus einer Thier-Classe in die andre geschoben worden sind, weil sie sich in die zu engen Begriffe der bisherigen Systematik nicht schicken wollten, so leicht wie das der Fische selbst erscheinen.

II.

Das Princip des Functionswechsels.

Durch Aufeinanderfolge von Functionen, deren Träger ein und dasselbe Organ bleibt, geschieht die Umgestaltung des Organs. Jede Function ist eine Resultante aus mehreren Componenten, deren Eine die Haupt- oder Primärfunction bildet, während die Andern Neben- oder Secundärfunctionen darstellen. Das Sinken der Hauptfunction und die Steigerung einer Nebenfunction ändert die Gesammtfunction; die Nebenfunction wird allmälig zur Hauptfunction, die Gesammtfunction wird eine andre, und die Folge des ganzen Processes ist die Umgestaltung des Organs.

In diesen Worten glaube ich ein Princip ausgesprochen zu haben, dessen Allgemeingültigkeit bisher nicht hinreichend gewürdigt war, so oft es auch in einzelnen Fällen erkannt und im Stillen als wirksam vorausgesetzt sein mag. Ich selbst

habe, ohne die principielle Bedeutung der obigen Definition zu erkennen, davon eine ziemlich weitgehende Anwendung gemacht in einer Schrift, von der nur der Anfang gedruckt worden ist unter der Aufschrift: „Geschichte des Krebsstammes, nach embryologischen, palaeontologischen und anatomischen Quellen bearbeitet. Ein Versuch." (Jenaische Zeitschrift f. Med. & Naturw. Bd. VI pg. 96.) (Siehe Anhang!) Aber zum Bewusstsein der principiellen Bedeutung des *Functionswechsels* bin ich erst gekommen durch die Lectüre der Schrift von Mivart „Genesis of Species", in welcher das Princip der natürlichen Züchtung mit scheinbarem Recht bezichtigt wird, es könne nicht erklären, wie neue Organe entstünden, weil jedes Organ nothwendigerweise einen fast indifferenten Ausgangspunkt nähme, innerhalb dessen Bereich von Nützlichkeit desselben keine Rede, für das Eingreifen der natürlichen Züchtung also auch keine Gelegenheit sei. Darwin ist die Antwort auf diesen Einwurf nicht schuldig geblieben, und in der 6. englischen Auflage des „Origin of Species" pg. 176 ff. ist eine sehr ausführliche Erwiderung zu finden. Ebenso enthält das vorhergehende Capitel unter dem Titel „Modes of Transitions" eine Reihe sehr wichtiger Erörterungen, welche in die nächste Nähe des oben formulirten Princips tragen.

Unter den Einwürfen, welche Mivart gemacht hat, befindet sich einer, der uns hier speciell interessirt. Auf Seite 38 seiner Schrift heisst es: „another difficulty seems to be the first formation of the limbs of the higher animals. The lowest Vertebrata are perfectly limbless, and if, as most Darwinians would probably assume, the primeval vertebrate creature was also apodal, how are the preservation and development of the first rudiments of limbs to be accounted for, — such rudiments being, on the hypothesis in question, infinitesimal and functionless?"

Mivart bezeichnet hiermit in der That eine Schwierigkeit, die für den einzelnen, hier besprochenen Fall von Bedeu-

tung wäre, liesse sich eben nicht durch die in dem ersten Theil dieser Schrift gebotene Aufklärung das Problem aus dem Wege räumen. Das Principielle des Vorwurfs aber wird beseitigt durch die obige Definition des Functionswechsels.

Bedienen wir uns zur Erläuterung dieses Princips einiger Beispiele.

Der Magen der Säugethiere sorgt dafür, die aufgenommenen Speisen zum Chymus zuzubereiten. Das ist ohne Zweifel eine chemische Function des Magens, die von den Drüsen seiner Schleimhaut ausgeht. Die Secretion des Magensaftes werden wir also die Haupt- oder Primärfunction nennen. Um aber die Umwandlung der Speisen zum Chymus möglichst vollständig zu erreichen, wälzt der Magen durch seine Contractionen den Speisebrei hin und her. Das geschieht vermöge der Muskulatur der Magenwände. Dies Umwälzen ist eine Neben- oder Secundärfunction.

Stellen wir uns nun vor, die Drüsen des einen Magen-Abschnittes steigerten sich bedeutend und sonderten sehr viel Magensaft ab, während in dem zweiten Abschnitte die Muskulatur zunähme, um etwaige feste Bestandtheile stärker zu quetschen, so würden wir in dieser sogenannten Differenzirung den Beginn eines Functionswechsels erblicken können. Lassen wir nun den zweiten Abschnitt die ursprünglich secundäre Function des Herumwälzens der Speisen so sehr ausbilden, dass die primäre des Magensaft-Absonderns dabei mehr oder weniger in den Hintergrund träte, so erhalten wir die Umwandlung des Magens, welche wir den Muskelmagen der Vögel nennen, in welchem nicht mehr die chemische Arbeit die Hauptfunction ist, sondern die mechanische der Zerkleinerung verschluckter Körner. Und diese neue Primärfunction hat sogar die ursprüngliche Function der Schleimhaut verändert: dieselbe producirt nicht Magensaft, sondern sie bildet durch ihr Secret eine feste Hornschicht, welche zur Zerreibung der Körner dient, und durch ihre Anwesenheit als secundäres Element dem primären der Muskulatur hilft. Da aber Vor-

wie Muskelmagen der Verdauung dienen, so ist durch diese Functionstheilungen noch keine Veränderung der Gesammtfunction hervorgerufen worden, und so bleibt auch in der Structur beider Magen-Abschnitte immerhin noch hinreichend viel Gemeinsames.

Ein etwas weiter entwickelter Fall des Functionswechsels ist leicht erkennbar in der Umwandlung der vorderen Extremitäten der Crustaceen zu Fresswerkzeugen. Gehen wir bei der Betrachtung dieses Processes von einem relativen Anfangspunkt aus, dessen Gültigkeit schwerlich anzufechten sein wird, nämlich von der Gestalt einer sog. typischen Schizopoden-Extremität, die an gemeinsamem Basaltheil zwei Aeste trägt, deren äusserer als Schwimmast bekannt ist. Der innere hat ursprünglich schwerlich eine andre Function gehabt, als zum Gehen auf dem Meeresboden oder auf Felsen etc. verwandt zu werden. Dazu bedurfte derselbe einer cylindrischen Gestalt seiner Glieder. Da aber eine Reihe solcher Extremitäten hinter einander bestand, so ward es den Thieren möglich den Körper abwechselnd auf den einen oder den andern Extremitäten zu balanciren, und während dessen die nicht zum Tragen oder zum Gehen benutzten zur Hülfe bei der Ergreifung ihrer Beute zu benutzen. Da die Extremitäten mit vielerlei Stacheln und Haaren ausgerüstet waren, so bildeten zwei nach vorn vor die Mundöffnung und die bereits umgewandelten Mundtheile gestreckten Beine eine nicht unwesentliche Hülfe für das Festhalten der Nahrung. Besonders wichtig mussten aber die Dornen und Stacheln sein, welche auf der Innenseite der einzelnen Glieder befindlich waren, denn sie halfen am meisten beim Festhalten der Beute. Sie steigerten sich, wurden zahlreicher und grösser, nahmen die Form von Zähnen an, und betheiligten sich schliesslich am Geschäft des Zerkleinerns der Nahrung. Hand in Hand mit dieser Ausbildung der Innenseite der Extremität ging eine Rückbildung der Aussenseite, welche die früher besessenen Dornen und Stacheln verlor. So ward die Ergreifung der Nahrung, dann ihr Festhalten an der Mund-

öffnung und schliesslich die active Theilnahme an der Zerkleinerung derselben die Hauptfunction der Extremität, die Muskulatur, die ursprünglich für die Ortsbewegung entwickelt war, die cylindrische Gestalt der einzelnen Glieder, die vom Munde weit ab gelegene Insertion der Extremität, — alles musste sich ändern, es ward eine kurze, platte, am innern Randé stark gezähnte Extremität daraus, deren Muskulatur und Insertion eine Bewegung gegen einander und gegen die Mundöffnung zu an Stelle der Bewegung nach vorn und nach aussen erworben hatte.

Das Principielle des Processes ist also: durch die Ausbildung einer Nebenfunction der zu Ortsbewegungen bestimmten Extremität wird die Hauptfunction unterdrückt und die Betheiligung an der Nahrungsaufnahme wird die neue Hauptfunction.

Auch in diesem Falle, obschon er eine weitere Ausdehnung des Princips des Functionswechsels darstellt, als der zuerst angeführte, ist es dennoch leicht, die Spuren der Umwandlung aufzufinden, und die Umwandlung selbst zu verstehen.

Versuchen wir nun, die complicirteren Fälle zu zerlegen, welche in dem ersten Theile dieser Schrift angegeben sind, auf Grund deren von mir die These aufgestellt ist, dass die Wirbelthiere von Anneliden und die Ascidien von Fischen abstammen.

Einer der wesentlichsten dieser Functionswechsel war sicherlich derjenige, welcher aus einem Paar Kiemenspalten die neue Mundöffnung schuf. Die Schritte, welche aber dazu führten, scheinen nicht schwer zu begreifen. Die Kiemenspalten besassen eine äussere Oeffnung in der Haut und eine innere im Darm. Sie besassen ferner eine starke Muskulatur, die sich theils an die Kiemenbögen inserirte, welche zwischen je zwei Spalten befindlich waren, theils dem Hautmuskelschlauch angehörten. Indem sich das Lumen des Vorderdarms erweitert, — sei es durch eigne Kräfte, sei es durch Vermitt-

lung der Körpermuskulatur — musste eine Einströmung von Wasser durch die gleichzeitig geöffneten Kiemenspalten in das Innere des Darmrohrs stattfinden, und mit diesem einströmenden Wasser traten sicherlich eine Anzahl von Organismen in den Darmcanal ein, welche von demselben als Nahrung verdaut wurden. Dieser Mechanismus bildete sich weiter aus, und da die Kiemenspalten verschliessbar waren, so konnten sie auch mit ihren Rändern solche Organismen festhalten, welche zu gross waren, um durch den Wasserstrom sofort ins Innere des Darms gerissen zu werden. Das Festhalten konnte die Beute entweder gleich tödten, oder wenigstens bewirken, dass ein neuer Wasserstrom, durch vergrösserte Ausdehnung des Darm-Hohlraums das gefangene Thier doch in den Darm beförderte. Die Kiemenbögen, welche die bereits in der Mittellinie verschmolzenen Kiemenspalten umgaben, wirkten sehr günstig für eine kräftige Compression der Spaltenränder und da die Epidermis wahrscheinlich schon im Anneliden-Stadium der Fisch-Vorfahren den Haifisch-Schuppen ähnliche Gebilde besass, so wirkten diese Schuppen schon damals in der Weise der heutigen Zähne.

Dieser lange Process bietet nun folgende principielle Elemente. Die Gesammtfunction der Kiemen, Kiemenspalten, Kiemenbögen etc. geht die Respiration an. Als Träger der Hauptfunction sind mithin die Kiemen zu betrachten, welche aussen zwischen den Kiemenspalten befestigt waren, und durch ihre dünnen Wandungen den Austausch der Gase für das darin cursirende Blut ermöglichten. Diese Hauptfunction erhielt als Nebenfunction die Beweglichkeit der Kieme, um durch dieselbe den Wasserwechsel in der Umgebung derselben selbständig vornehmen zu können. Es entstand also eine specielle Kiemenmuskulatur. Dazu gesellte sich sehr bald die Ausbildung des Kiemenknorpelskelettes und der Kiemenbogen, um diese Bewegungen zu unterstützen. Der Wasserstrom, welcher durch die Kiemenspalten zog, hat wohl ursprünglich nichts mit den Verhältnissen der Kiemen zu schaffen gehabt,

— wie ich schon oben vermuthungsweise äusserte, kann man an Segmentaltaschen denken, die mit Divertikeln der Darmwand verschmolzen. Es bleibt der dunkelste Punkt in der ganzen, in dieser Schrift aufgestellten Hypothese, dass ich nicht anzugeben im Stande bin, wodurch eine solche Verschmelzung ursprünglich bedingt gewesen sein mag. Als aber einmal die Verbindung der Kiemenspalten mit dem Darm gelungen war, da wirkte der Wasserstrom, den der Darm, wie oben dargestellt ward, continuirlich ein- und ausstiess, auch zu Gunsten der Kiemenfunction, und so verknüpften sich beide Functionsgebiete. Es complicirt sich hierdurch der ganze Vorgang. Der durch die Kiemenspalte ziehende Wasserstrom wird zu einer Secundärfunction der Athmung, und bleibt das bei den Kiemen, welche auf die spätere Mundöffnung folgen. Für diese aber wird er Hauptfunction und drückt die Athmung zur Nebenfunction herab. Die Nahrungsaufnahme erfolgt also zunächst durch die Kraft des einströmenden Wassers. Secundär unterstützen dabei die Ränder der Spalte, die Muskulatur, die Kiemenbögen, vielleicht auch — die späteren Bartfäden! — die äusseren Kiemen, indem sie grössere Organismen festhalten. Diese Nebenfunction wird aber bald Hauptfunction, die Kiemenbögen werden die Kiefer, die ursprünglichen Hautschuppen werden zu Zähnen, und damit ist die Gesammtfunction definitiv verändert, statt mit der Respiration haben wir es mit der Ernährung zu thun.

Nehmen wir einen andern der im ersten Theile angeführten Functionswechsel, denjenigen der die Begattungsorgane betrifft. Danach sind die Begattungsorgane hervorgerufen durch die Respirationsfunction, welche aus kleinen Höckern der Leibeswand allmälig Kiemen gestaltete. Die Kiemen waren dünnhäutig, verzweigt und enthielten viel Blutgefässe. In bereits besprochener Weise erwarben sie Muskulatur und Skelett. Neben ihnen lagen die Ausmündungen derjenigen Segmental-Organe, welche die Geschlechtsproducte ausführten. Die beweglichen Kiemen wurden nun Klammer-

Organe, mittelst deren Männchen und Weibchen sich gegenseitig festhielten, um die Geschlechtsproducte zu vermischen. Dadurch wird die Nebenfunction der Beweglichkeit zunächst Hauptfunction, die Athmung und ihre Erfordernisse werden hintangesetzt. Aus den Klammerorganen werden aber Leitungsorgane, deren Volum wesentlich abnimmt, um im Innern des verschmolzenen Ausführungsganges der Geschlechtsproducte eine geschütztere Existenz zu finden. Das Skelett geht damit zu Grunde — (sollten die hier und da vorkommenden Knorpel und Knochen des Penis noch Beziehungen zu dem ursprünglichen Kiemenskelett haben?) — aber aus den Kiemengefässen werden spongiöse Schwellkörper, welche im Momente der Begattung die Starrheit des Skelettes ersetzen. Schliesslich verschmelzen die Organe zu einem unpaaren, — und das sog. typische Begattungsglied ist da.

In diesem Process folgen und verknüpfen sich die einzelnen Componenten der verschiedenen Functionen ausserordentlich. Die Aufeinanderfolge der Hauptfunctionen ist: Athmung, Locomotion, Umklammerung, indirecte Ueberführung der Samenflüssigkeit, directe Ueberführung und wahrscheinlich in all diesen Phasen eine stetige Zunahme der activen und passiven Erregung von Wollust-Empfindungen, derjenigen Function, der die Clitoris anscheinend allein noch ihre sehr reducirte Existenz dankt.

Weiter möchte ich den Verlauf derjenigen Functionswechsel kurz verfolgen, welche zu der scheinbar so ursprünglichen und doch so abgeleiteten Uebertragung der Athmungsfunction auf den vorderen Abschnitt des Darmcanals der Tunicaten geführt haben.

Wiederum sind zunächst die Kiemen an den einzelnen Segmenten mit Kiemenskelett, Kiemenbogen und Kiemenspalten gegeben, und alle die verschiedenen Functionswechsel, die zu ihnen geführt haben, als Grundlage der weiteren anzusehen. Die Kiemenblätter rücken in die von einander durch bestimmte Zwischenwände getrennten Kiemenspalten. Sie

verlieren somit ihre freie Beweglichkeit und werden einfache Ausstülpungen der Kiemenspalten-Schleimhaut. Ihr Knorpelskelett rückt ins Innere der Kiemenspalten-Wände, die Kiemenbogen sogar bis dicht an die innere Grenze derselben. Der Parasitismus der Cyclostomen ward, wie wir vermutheten, dadurch gefördert, die Fische konnten leichter ins Innere ihrer Wohnthiere gelangen. Zugleich bot sich durch die Verknüpfung der dünnen Kiemenbögen mittelst der Querstäbe d. h. des ursprünglichen inneren Skelettes der Kiemen, eine grössere Festigkeit des ganzen Kiemenkorbes, welche für die Respirationsthätigkeit von grosser Bedeutung blieb. Die äusseren Kiemengänge gingen allmälig zu Grunde, die Kiemen auch, das Skelett entwickelte sich zu dem Kiemenkorbe weiter, Flimmerbewegung leitete den Strom des Wassers durch die zahlreichen kleinen Spalten, wo es den Austausch der Gase für die Blutgefässe vermittelte, und so ward schliesslich die Darmwand Träger der Respirationsfunction, während der Oesophagus, d. h. derjenige Abschnitt des Darmcanals, der die Speisen in die verdauenden Abschnitte befördert, am Grunde des Kiemenkorbes sich findet.

Der Functionswechsel nahm also folgenden Weg: Deglutition, unbekanntes Zwischenstadium der Verbindung der Darmdivertikel mit den Segmentaltaschen, Wasserströmung durch Kiemenspalten, Gasaustausch durch Darmschleimhaut.

Schliesslich wende ich mich noch zu der Verlegung der Mundöffnung bei den Tunicaten. Dieselbe knüpft an die Function des Saugmundes der Cyclostomen an, bei denen wahrscheinlich schon die Nasenöffnung und der Nasengaumengang zeitweilig in die Function des Mundes eintritt. Durch Ansaugen an Steine oder andre feste Gegenstände verlor der Saugmund die Gelegenheit, seine ursprüngliche (— ursprünglich freilich nur im Hinblick auf die erworbene Mundöffnung der Vertebraten —) Function als nahrungaufnehmender Canal zu vollziehen. Infolge dessen, und weil eine andre Oeffnung, — eben der Nasengang, — dem Wasser den Eintritt in den

Innenraum des Kiemenkorbes gestattete, obliterirte der Canal des Saugmundes vollständig, aber die Lippen blieben und bildeten die Saugnäpfe, welche bei allen Ascidien die Anheftung an die Unterlage bewirken. Der Nasengang aber ward durch einfache Steigerung seiner Wasser-aufnehmenden und -leitenden Fähigkeiten zur Mundöffnung, oder, — wie man sie bei den Tunicaten genannt hat —: zur Ingestions-Oeffnung.

So haben wir also folgenden Weg des Functionswechsels: zwei ursprüngliche Excretionsorgane verschmelzen mit dem Darmcanal, werden Kiemenspalten und leiten den respiratorischen Wasserstrom an den äusseren Kiemen vorbei. Sie vereinigen sich und werden Mundöffnung. Bei der räuberischen, schliesslich in Parasitismus ausartenden Lebensweise der Cyclostomen-Vorfahren werden die Lippen Haftorgane und es entsteht ein Saugmund, der schliesslich bei den Ascidien seine Oeffnung verliert, dessen Lippen als Saugnäpfe für die Anheftung der völlig degenerirten Thiere an Felsen etc. functioniren, während der Nasengang der Fische, statt ursprünglich allein das Wasser für die Geruchsperception an den Olfactorius-Fasern vorbei zu führen, sich zur Haupt-Eingangsöffnung alles Wassers in den Leibes-Sack der Ascidien umgestaltet, dadurch also das Beispiel der Umwandlung der Nebenfunction eines Sinnes-Organs zu einer Nutritionsfunction giebt.

Die Darstellung solcher Beispiele liesse sich mit Leichtigkeit weiter fortsetzen, doch glaube ich, dass die gegebnen ausreichen, um die principielle Fassung der Definition des Functionswechsels an concreten Fällen zu erläutern.

In dem Princip des Functionswechsels erwächst der phylogenetischen Forschung ein Schlüssel, dessen Zuhülfenahme bei Anwendung aller übrigen embryologischen, palaeontologischen, vergleichend-anatomischen und physiologischen Untersuchungs-Methoden die Lösung verwickelter Probleme in Aussicht zu rücken scheint. Es war bisher die gefährlichste

Klippe genealogischer Untersuchungen, dass sie auf einseitig morphologischer Basis geschahen, ohne anders als gelegentlich und durch den sehr allgemein gehaltenen Ausdruck „Anpassung“ an physiologische Elemente zu erinnern. Der Begriff des Functionswechsels ist rein physiologisch, er enthält die Elemente, aus denen allmälig vielleicht eine Entwicklungsgeschichte der Functionen hervorgehen wird, aber gerade darum wird er auch von grossem Nutzen für die Morphologie, für die Entwicklungsgeschichte der Structuren sein, die ja schliesslich nur der zur Gestalt projicirte Inhalt und Verlauf der Functionen sind und ohne diese nicht gedacht werden können. —

Ich könnte hier schliessen, um bei andrer Gelegenheit fortzusetzen und zu vervollständigen. Aber zwischen den Zeilen der vorliegenden Blätter steht noch eine Reihe von Betrachtungen, die ich doch noch am Schlusse aussprechen möchte, wenn sie auch die eigentliche Aufgabe dieser Schrift nicht unmittelbar berühren.

Diese Betrachtungen beziehen sich auf die merkwürdigen Fortpflanzungsverhältnisse der Tunicaten.

Es sind von Milne-Edwards, später von Krohn, Huxley, Metschnikow, Ganin, Giard, vor Allen von Kowalewsky eine Reihe von Darstellungen der sog. Knospung, d. h. der ungeschlechtlichen Vermehrung der Tunicaten gegeben worden, die uns in den Stand setzen, die Erscheinungen und das Wesen dieser Fortpflanzungsweise zu erkennen.

Was wir vom Standpunkt dieser Schrift darüber zunächst zu sagen haben, ist, dass diese Knospungs-Erscheinungen ohne Parallele innerhalb des Thierkreises da stehen, den wir bisher *Vertebrata* zu nennen pflegten. Das ist eine so allgemein anerkannte Wahrheit, dass es fast sonderbar erscheinen möchte, sie hier noch besonders zu betonen. Andrerseits ist es eine ebenso allgemeine gehegte Ueberzeugung, dass die Vermehrung durch Knospung eine den niederen Thierclassen eigenthümliche Fortpflanzungsart sei. Es wäre leicht, diese beiden Behaup-

tungen durch zahllose Citate aller Hand- und Lehrbücher zu erhärten. Ja, so weit geht die Meinung von der Zugehörigkeit der Knospung zu den sog. niedern Thieren, dass für die Erklärung der Fälle von Parthenogenesis oder Paedogenesis, welche bei Insecten und Krebsen erkannt worden sind, auf den Begriff des *Atavismus* zurückgegriffen wird, um durch Annahme eines Rückschlages zu begreifen, was sich der allgemeinen Ueberzeugung nach mit dem herkömmlichen Begriff der „höheren“ Thiere nicht vereinigen lässt.

Ist aber einmal erkannt, dass die Tunicaten keine Mollusken, keine Würmer, überhaupt keine sog. niederen, d. h. ursprünglicheren Thiere, sondern degenerirte Fische sind, so lässt sich auch nicht länger behaupten, dass Knospung innerhalb der Wirbelthiere nicht vorkäme. Und damit widerlegt sich auch die Ansicht, Knospung sei eine Eigenthümlichkeit ursprünglicherer Thierformen. Soll man nun die Benennung *Atavismus* für diese Knospungs-Verhältnisse der Tunicaten einführen? Was wäre dadurch gewonnen? Wir hätten einen Begriff, der in eingeschränkten Verhältnissen und für gewisse Beziehungen der Erblichkeit sehr brauchbar und bezeichnend, wenn auch nicht durch sich selbst erklärend ist, auf Zustände übertragen, deren eigentliches Wesen uns vorderhand unerkannt gegenübersteht, über deren Zustandekommen wir uns einstweilen keinerlei Rechenschaft geben können. Ja, nicht nur unfruchtbar würde es sein, hier von Atavismus zu reden, sondern sehr unzuträglich, denn jede Erklärung durch Atavismus setzt voraus, dass die in Betracht genommene Erscheinung auch nachweisbar, oder wenigstens der Analogie nach, eine Eigenthümlichkeit der Vorfahren, der „Atavi“ gewesen sei, — das ist aber gerade bei den Ascidien nicht der Fall, die Fische pflanzen sich nicht durch Knospung, sondern durch geschlechtliche Zeugung fort, und von den Anneliden-Vorfahren der Fische wissen wir nichts, können also nicht behaupten, dass bei ihnen die Sprossung eine herkömmliche Fortpflanzungsweise gewesen sei.

Die Erörterung dieser Frage gewinnt aber darum eine grosse Bedeutung, weil es sehr nahe liegt zu fragen, ob Knospung, Coloniebildung, Generationswechsel, — kurz alle diese bisher den niederen Thieren als characteristisch zugeschriebenen Fortpflanzungs- und Entwicklungs-Erscheinungen, die wir in mannigfaltiger Durchführung innerhalb der Tunicaten kennen, — bei den *Coelenteraten* und *Würmern* einen grössern Anspruch für diese Thierclassen begründen, als ursprünglichere angesehen zu werden, als sie für die Ascidien und Salpen vermocht haben? Wenn aber nicht, — und ich glaube, es wird schwierig genug sein, einen Beweis für die grössere Ursprünglichkeit jener Thierclassen auf diese Fortpflanzungsverhältnisse resp. den Generationswechsel zu basiren, — was bleibt dann als ausschlaggebendes Argument für den Glauben, man habe es bei *Coelenteraten* und *Platyhelminthen* mit niederen, d. h. ursprünglicheren, d. h. in ihrer gesammten Vorfahren-Reihe niemals höher organisirt gewesenen Thieren zu thun? Die geringe Differenzirung ihres Körperbaus? Aber auch die Ascidien, auch Amphioxus werden für ursprünglichere Thierformen gehalten, weil sie einen geringer differenzirten Körperbau besitzen, ja von Denjenigen, die der Meinung sind, Amphioxus sei der letzte Nachkomme der Ur-Wirbelthiere wird ja die Armseligkeit seiner Organisation in den lebhaftesten Ausdrücken dargestellt. Und nun gar die „unförmlichen Säcke" der Ascidien! Auch die Sacculinen, — um Glieder einer andren hoch entwickelten Thierclasse anzuführen, — Peltogaster, verschiedene Siphonostomen sind sehr gering differenzirt, — und doch ist von den letzteren bekannt, dass sie von den Copepoden abstammen, und die Sacculinen habe ich als directe Nachkommen der Cirripeden erkannt, die selbst wieder höher entwickelte Krebsformen zu Vorfahren haben. Die Milben sind zum Theil äusserst gering differenzirt, und doch ist die wahrscheinlichste Deutung für ihre phylogenetischen Beziehungen die, dass sie degenerirte Arachniden sind. Auch die Aphiden und Pediculinen sind niedrig organisirte Insecten, und es wird

nicht schwer sein, nachzuweisen, dass sie degenerirt sind. Warum sollten also z. B. die Nematoden nicht auch degenerirte Geschöpfe sein? Wird nicht durch eine solche Auffassung ihr Zusammenhang mit *Sagitta* begreiflicher? Und *Sagitta* selbst, über deren Wirbelthier-Natur zuerst Meissner seine damals als abenteuerlich angesehene Hypothese aufstellte, — könnte sie nicht in einem genealogischen Zusammenhang mit Amphioxus in der That als ein von Wirbelthieren abstammendes Geschöpf betrachtet werden? Ich will hier nicht von Neuem auf die schon mehrfach hervorgehobene Haltlosigkeit der allerneusten Auffassung des Würmerkreises eingehen, — das würde mich zu weit in's Einzelne führen, und ich habe die Nematoden nur angeführt, um daran die Möglichkeit einer von der herrschenden toto coelo abweichenden Auffassungs-Art zu erhärten, und zunächst den Zweifel gegenüber der Tradition in sein Recht einzusetzen.

Und wenn weder die Würmer noch die Coelenteraten als ursprüngliche Thierstämme anerkannt zu werden brauchen, — was für zwingende Gründe liegen vor, die Protozoen dafür zu halten? Weil sie noch undifferenzirter sind als die Würmer und Coelenteraten? Es kann ja wohl nichts bedeuten, welchen Grad der Indifferenz die Organisation besitzt. Die noch eigenthümlicheren Fortpflanzungs-Verhältnisse, die Theilung, die Einkapselung, die Geisselzellen etwa? Das Alles ist auch begreifbar, wenn wir die Degeneration als das Principium movens betrachten, das für die Existenz all der niedern Formen verantwortlich ist.

Und so kämen wir denn auf dieser abschüssigen Bahn bei den Moneren, in dem sog. Protisten-Reiche an, wo Thier und Pflanze sich berühren sollen, wo Erkenntniss die, beiden Reichen zugehörigen Elemente nicht mehr sondern kann. Aber wenn es Protisten giebt, die zum Thierreich gehören, die also, nach der hier vorgetragenen Auffassung degenerirte Thiere sind, so wird es wahrscheinlich auch Protisten geben, die degenerirte Pflanzen sind, denn die grossen Gesetze des

organischen Werdens und Vergehens gelten für beide Reiche. Hat man lange gezweifelt, ob die Spongien Pflanzen oder Thiere seien, hat man dann gezögert, sie zu den Protisten oder Protozoen zu rechnen, streitet man heute darüber, ob sie Protozoen oder beginnende Coelenteraten sind, so wird man vielleicht binnen Kurzem nur noch darüber streiten, von welchen Coelenteraten sie degenerirt sind.

Und wie Darwin ergründet hat, dass degenerirende Organe sehr wandelbar in ihrer Structur sind, da ihre einzelnen Theile nicht mehr durch den Zwang einer ununterbrochenen Functionirung in strenger gegenseitiger Abhängigkeit von einander stehen, so zeigen uns unter andern die Schwämme, dass was für die Organe gilt, auch für Organismen seine Wahrheit behält, also eine inhärente Eigenschaft aller Degeneration ist. Durch Miclucho-Maclay und noch viel mehr durch Haeckel kennen wir die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Umbildungen, den sog. *Polymorphismus* der Spongien, und wir müssen mit Ueberraschung durch Giard hören, dass auch bei den zusammengesetzten Ascidien bereits eine unzweifelhafte Neigung zum Polymorphismus besteht, dass also auch dies Zeichen ihrer degenerirten Natur vorhanden ist.

So erschiene uns denn das Thierreich in einer wesentlich neuen Gestalt, wenn wir es von dem in dieser Schrift entwickelten Gesichtspunkte aus betrachten. Statt einer grossen Masse von Formen, die vom Uranfang des organischen Lebens an wenig oder gar keine Fortschritte gemacht, während einige wenige Stämme sich zu hoher und höchster Vollkommenheit entwickelt haben sollten, gewinnen wir das Bild eines einzelnen Stammes, der in sich den Keim aller übrigen hohen, höchsten aber auch niedrigsten Ausgestaltung barg, dessen Nachkommen hier mit Sinnen und Gedanken das Weltall umspannen und sich selbst innerhalb des Weltalls als Persönlichkeit begreifen, während sie dort eine sinnen- und wesenlose Existenz führen und den Glauben erwecken konnten, zu ihrer Hervorbringung sei die unbelebte Natur noch heut und jederzeit im Stande.

Und wenn wir nun einer Ascidien-Colonie gegenüberstehen, und in ihr Abkömmlinge derselben hoch organisirten Geschöpfe erblicken müssen, denen wir selbst entsprossen sind, wenn wir den armseligen, von seinem usurpirten Urvaterthron gestossenen Amphioxus im Sande aufstöbern, in den er lichtscheu mit grösster Eile wieder zurückkehrt, wenn die Salpenketten das Auf- und Zu-Sperren ihrer Mantelöffnungen in dummer Regelmässigkeit vor unsern Augen vollführen, — in wem regt sich nicht die Frage: was sind denn die Ursachen gewesen, welche die Einen zu so kümmerlicher Existenz, zu solcher Herabgesunkenheit verurtheilt haben, während die Andern ein endloses Ideal der Vervollkommnung vor sich sehen? Der Zufall? Oder chemisch-physikalische Verhältnisse? Ich sollte meinen, diese beiden Categorien sind in der letzten Zeit so reichlich in Anspruch genommen, dass wir sie nachgerade in wohlverdienten Ruhestand versetzen könnten. Wie wir uns auch stellen mögen, wir werden nicht eher Ruhe vor dieser Frage haben, als bis wir suchen werden, sie durch eine neue Begriffs-Entwicklung über die Natur des Lebens selber zu beantworten. Wir brauchen dabei nicht von Neuem ab ovo anzufangen. Es ist vorläufig irrelevant, darüber zu streiten, ob Leben ein Resultat chemisch-physikalischer Processe oder ob es eine Urqualität alles Daseins ist, das sich in den Organismen des Erdballs nur individualisirt, so zu sagen, aus der Erde differenzirt hat. Nehmen wir es als gegeben an. Wenn aber das Geschehen, der Verlauf jedes Stückes individualisirten Lebens im Wesentlichen, nach Herbert Spencer's Definition, nichts ist, als das Streben nach einer Gleichgewichtslage zwischen den Actionen der Aussenwelt und den Reactionen der Organismen, so wird das Product dieser Actionen und Reactionen doch sicherlich ebenso sehr beeinflusst sein von der ursprünglichen Natur des Agirenden wie des Reagirenden. Wie beschaffen muss nun das Reagirende sein, damit durch einwirkende Kräfte die Vervollkommnung, die Differenzirung erreicht wird? Wie beschaffen, damit das Sinken, das Erlöschen

erreichter Differenzirung eintritt? Wiederum: wie beschaffen müssen die Situationen sein, in denen ein Organismus entweder aufwärts zur Vervollkommnung oder abwärts zur Degeneration gelangt? In der Beantwortung dieser Fragen, glaube ich, liegt der nächste grosse Fortschritt für unser Begreifen der lichten oder dunkeln Kräfte, die wir als Leben theils an uns selbst erfahren, theils zu betrachten haben. Mit einer erschöpfenden Beantwortung dieser Fragen werden sich auch wahrscheinlich Diejenigen befriedigt erklären, welche selbst nach der Darwin'schen Theorie das Verlangen nach einem Entwicklungsgesetz nicht fallen liessen. Möchte es dieser Schrift gelungen sein, durch die Aufstellung des Princips des Functionswechsels einen kleinen Schritt auf der Bahn der Erkenntniss gemacht zu haben, und möchte dieses Princip nicht nur in sich selbst erklärend, sondern auch schöpferisch fruchtbar werden und durch die eigene Vertiefung den Anlass zur Erzeugung neuer, weiter tragender Begriffe geben!

Anhang.

Die kleine Schrift „Geschichte des Krebsstammes etc.“ ist für die vorliegende Arbeit der Ausgangspunkt gewesen. In ihr sind im Grossen und Ganzen die Betrachtungsweisen bereits verwandt worden, welche hier zur Aufstellung des Princips des Functionswechsels führten. Auf die Beurtheilung, welche die Krebsgeschichte von manchen Seiten gefunden hat, an dieser Stelle näher einzugehen, halte ich nicht für nöthig, wohl aber möchte ich aus der nicht gedruckten Fortsetzung derselben einen kleinen Abschnitt zum Abdruck bringen. Derselbe behandelt das morphogenetische Problem der Rhizocephalen, jener sackartigen parasitischen Kruster, welche von so manchen Seiten, aber erfolglos behandelt worden sind, bis die letzt erschienene Schrift des Herrn Dr. Kossmann: „Suctoria und Lepadidae. Untersuchungen über die durch Parasitismus hervorgerufenen Umbildungen in der Familie der Pedunculata. Würzburg 1873“, das Räthsel ihrer Organisation gelöst hat. Bringt das Nachfolgende sonach auch dem Leser nichts Neues mehr, so zeigt es doch an einem weiteren Beispiel, wie die auf das Princip des Functionswechsels sich stützende Auffassung und Behandlungsweise der genealogischen Probleme eine fruchtbare ist.

Das im Jahre 1867 niedergeschriebene und 1871 revidirte Manuscript lautet in unverändertem Abdruck:

„— — — Betrachten wir nun eine dieser (Cirripeden-) Formen näher: die bereits citirte *Anelasma squalicola*. Wir

wissen bereits, dass dieses Thier der Rankenfüsse entbehrt, an deren Stelle einfache, wenig gegliederte Säcke getreten sind. Diese Veränderung muss aber von nicht geringer Bedeutung für die ganze Lebensweise des Thieres sein, wenn wir bedenken, dass mittelst der Rankenfüsse dasselbe sich seine Nahrung verschaffte. Wenn einmal der constante, durch die Bewegungen der Rankenfüsse unterhaltene Strom im Wasser fehlte, durch welchen dem Munde Nahrung und dem ganzen Thiere neues respirables Wasser zugeführt wurde, so musste nothwendig das Leben des Thieres in Gefahr gerathen, und es wäre undenkbar, dass derartige Geschöpfe länger im Kampf um's Dasein hätten existiren können, wenn sie nicht auf eine neue Weise für ihre Ernährung Sorge trugen.

Da ergeben sich nun bei Betrachtung der gesammten Organisation des Thieres offenbar zwei freilich im höchsten Masse verschiedene Wege. Der erste, jedenfalls wohl der nächstliegende, ist, dass die rüsselartige Verlängerung der Oberlippe mit der kleinen Mundöffnung an der Spitze sich an die Haut des S q u a l u s selbst ansetzt und mittelst der freilich ganz geringfügigen Mandibeln und Maxillen (— wie D a r w i n wenigstens die vorhandenen sehr zurückgebildeten Mundtheile nennt —) diese Haut zu durchbohren sucht, um das Blut der S q u a l u s zu saugen. Gerade aber die Kleinheit der Mundtheile spricht gegen diese Hypothese, obwohl sie andrerseits wieder von der rüsselartigen Beschaffenheit der Oberlippe unterstützt wird. Daneben besteht freilich noch eine Möglichkeit, — und diese ward mir von Seiten sehr competenter Beurtheiler vorgehalten — dass Anelasma squalicola d a r u m die Cirren eingebüsst und auf die bereits beschriebenen geringelten Säcke zurückgebildet habe, weil es ja ausreiche, wenn sich der Squalus selbst bewege, um dem auf ihm sitzenden Krebs fortdauernd neues Wasser und neue Nahrung ohne die stete, haschende Bewegung der Rankenfüsse zu schaffen. Dagegen ist aber zu erwidern, dass wir eine ganze Reihe von Cirripeden kennen, welche auf andern Wohnthieren (Balaena, Delphinus, Hali-

core, Chelonia, ferner Decapoden etc.) wohnen, und ebenso rasch und bequem im Meere auf und ab fahren wie *Anelasma*, ohne die Cirren eingebüsst zu haben und ohne auch Versuche zu machen, durch directes Saugen an dem Wohnthiere den Lebensunterhalt zu gewinnen.

Freilich, die andre Auskunft, Rechenschaft von dem Wege zu geben, auf welchem Anelasma sich hinreichend ernähren kann, und die ich jetzt auseinandersetzen will, klingt so abenteuerlich, so paradox, dass ich im Voraus bemerke, wie ich nur nach langem Zögern und oft wiederholtem vorurtheilsfreiem Prüfen dazu gelangen konnte, mich zu ihren Gunsten zu entscheiden und sie hier vorzutragen. Erweist sich diese Ansicht aber als die richtige, so ist damit nicht blos das Problem über die Ernährungsweise von Anelasma selbst, sondern auch das ganze morphologisch-genealogische Problem der Rhizocephalen vollständig gelöst.

Ich citire zuerst einige auffallende Angaben, die Darwin über die Beschaffenheit des Stieles macht. Auf Seite 172 des ersten Bandes der Monographie heisst es unter Anderm: „the membrane of the peduncle is thin; the whole surface is sparingly and quite irregularly studded with minute, much-branched filaments; they are occasionally as much as $^1/_5$th. of an inch in length; the degree of branching varies much, but is generally highly complex; the ordinary diameter of the branches is about $^1/_{200}$th of an inch; their tips are rounded, and even a little enlarged, and frequently torn off, as if they had been attached to or buried in the flesh of the shark, in which the whole peduncle is imbedded. These filaments are formed of, and are continuous with the external transparent membrane of the peduncle, and they contain, up to the tips of every subbranch, a hollow thread of corium, prolonged from the layer internally coating the whole peduncle“. — „In the branched filaments it is particularly difficult to understand their growth, for it is not possible, after examining them, to doubt, that they continue to increase, and send off sub-branches, which it

would appear probable, penetrate the shark's flesh like roots. The branched filaments first commence as mere little pustules, and these appear to be most numerous at the bottom of the peduncle.“

Diese höchst auffallenden Angaben haben wir uns zunächst ganz klar zu machen. Der Stiel von *Anelasma* steckt also ganz und gar in der Haut des Squalus. Der Stiel wird umgeben von einer dünnen Membran, offenbar chitinösen Characters. An der Spite des Stiels, da wo er am tiefsten in den Körper des Squalus hineinragt, befinden sich zahlreiche Ausstülpungen (pustles) der Wandung, welche allem Anscheine nach sich verlängern, verästeln und in das Fleisch des Squalus hineinwachsen. Dabei enthalten sie im Innern hohle Röhren, welche bis in die letzten blinden Enden aller Aeste sich fortsetzen. Ihre Breite ist durchschnittlich $^1/_{200}$ Zoll, ihre Länge an $^1/_5$ Zoll. Beim Herausziehen des Stieles aus dem Fleisch des Squalus reissen sie vielfach ab.

Nach alledem muss man diese „much-branched filaments“ Darwin's für einfache Fortsetzungen der Haut des Stiels halten, die sich freilich infolge ihres geringen Durchmessers sehr verdünnt hat. Was kann nun aber der Nutzen und Zweck dieser merkwürdigen, und unter den bisher gekannten Cirripeden völlig einzeln stehenden Bildung sein? Darwin scheint darauf selbst eine Antwort geben zu wollen, wenn er sagt: „No doubt this Cirriped at first becomes attached in the same way as others, but after early life, I suspect it is retained in its place by being so deeply imbedded in the sharks body, and perhaps by the root-like branched filaments.“

Wer die vorhergehende Beschreibung des *Lernaeodiscus Porcellanae* aufmerksam gelesen hat, der wird nun schon wissen, wohin diese ganze Auseinandersetzung zielt. In der That ist es nicht zufällig, dass Fritz Müller dies Thier sowie *Peltogaster* und *Sacculina* „Wurzelkrebse“ nennt, und dass Darwin bei *Anelasma squalicola* von „wurzelartigen, vielverzweigten Fäden“ spricht. Je näher wir beide Bildungen mit

einander vergleichen um so mehr wird uns ihre nahe Zusammengehörigkeit auffallen, und wenn wir versuchen, eine Bildung durch die andre zu erklären, so wird uns schliesslich über beide ein Licht aufgehen.

Die Jugendzustände der Rhizocephalen sind in beiden Larvenstadien absolut identisch mit denen der Cirripeden. Die ausgewachsenen Formen sind gleichfalls in dem einen Punkt übereinstimmend, dass beide an ihrem einmaligen Wohnort festhaften bleiben. Ferner sind beide hermaphrodit, erzeugen beide eine ungeheure Zahl von Eiern fast ohne Unterbrechung und die Entwicklung der Eier ist identisch. Da wird es denn mehr als wahrscheinlich, dass auch die Zustände zwischen diesen Endpunkten der Organisation und des Daseins beider Gruppen mehr oder weniger identisch sind. Nichtsdestoweniger werden uns aber entscheidende Verschiedenheiten in mancher Beziehung berichtet. So wissen wir zwar, dass die Cirripeden sich mittelst eines Stiels befestigen, der bei den Lepadiden sogar eine ausserordentliche Länge erreichen kann, während uns berichtet wird, dass die Rhizocephalen, wie schon ihr Name sagt, sich mittelst des Kopfes in ihr Wohnthier einbohren.

Diese Verschiedenheit ist sehr bedeutend. Aber ist sie auch sicher? Der vermeintliche Kopf wird ja von Fritz Müller in so abweichender Weise beschrieben, wie sonst Köpfe nicht zu erscheinen pflegen, ohne Augen, ohne Gliedmassen, ja sogar ohne Mundöffnung. Statt dessen erfahren wir, dass die Kopfhaut sich in eine grosse Zahl von vielverzweigten Röhren fortsetzt, welche die inneren Organe des Wohnthieres umspinnen und wie Wurzeln für das aussen befindliche, sackförmige Thier erscheinen. Ja damit dies Bild sogar in mehr als einer Beziehung zu Recht bestehe: wie eigentliche Wurzeln sorgen diese verzweigten, röhrenartigen Fortsätze der Kopfhaut auch für die gesammte Ernährung der Parasiten, da offenbar die Fettkügelchen, welche Fritz Müller als in der inneren Röhre befindlich beschreibt, aus

dem Fett des Wohnthiers stammen und durch die Wandungen der Röhren hindurchgedrungen sind.

Nun hat aber Niemand gesehen, dass die Rhizocephalen in Wirklichkeit sich mit dem Kopf in ihre resp. Wohnthiere einbohren: es ist das nur ein leicht begreifbarer Schluss. Dahingegen wissen wir ganz genau, dass der gleichfalls durch vielverzweigte, röhrenartige „Wurzeln" im Fleische des Squalus festgehaltene Cirriped mittelst des Stieles in dem letztern befestigt ist, nicht mittelst des Kopfes. Wir werden also zu dem Analogieschluss berechtigt sein, dass, wenn die verzweigten Röhren beider Formen identische Bildungen sind, auch die Theile identisch sind, von denen sie ausgehen; mithin also die Rhizocephalen nicht mittelst des Kopfes sondern auch mittelst des Stieles in ihrem Wohnthiere festsitzen. Da wir aber andrerseits nichts Sicheres über die Art der Ernährung von *Anelasma* wissen, wohl aber zu der Vermuthung berechtigt sind, dass sie nicht in der für die übrigen Cirripeden normalen Weise vor sich gehe, und da wir ferner mit Sicherheit behaupten können, dass die verzweigten Röhren, die Wurzeln der Rhizocephalen — die somit sehr mit Unrecht Rhizocephalen, also Wurzelköpfe, genannt werden — die Ernährung dieser Thiere auf das Ausgezeichnetste besorgen, so werden wir wohl auch zu der Vermuthung berechtigt sein, dass die „much-branched filaments" von Anelasma ebenfalls zu der Ernährung dieses Thieres beitragen, indem sie, wie jene das Blut und Fett der Porcellana, hier das Blut und Fett des Squalus in den Körper des Parasiten überleiten.

So wäre denn eine sehr unerwartete Hypothese über die überaus nahe Berührung der Rhizocephalen mit den Cirripeden hergestellt. Es fragt sich nun, ob auch die merkwürdige Gestalt und Organisation der Wurzelkrebse aus einem Rankenfüsser wie *Anelasma* abzuleiten ist?

Der Aufenthaltsort des *Anelasma* ist ausschliesslich auf Rochen, und zwar scheint das Thier so häufig zu sein, dass bei Bergen in Norwegen selten ein Squalus gefangen werden

soll, der diesen Parasiten nicht trüge. Erwägt man nun, dass die harten Schalstücke der Cirripeden wesentlich zum Schutz der Thiere dienen, so begreift sich, dass *Anelasma*, wie auch manche andre Lepadiden (*Conchoderma*, *Alepas*, zum Theil auch *Dichelaspis*) die Schalstücke eingebüsst haben, da sie auf dem Leibe des rasch beweglichen und gefürchteten *Squalus* wohl gegen Angriffe hinreichend gesichert sind. Da ja auch die Bewegung der Rankenfüsse wegfällt, welche einen Verschluss der Schalstücke nach sich zu ziehen pflegt, so ist auch vielleicht zwischen diesen beiden Facten ein Zusammenhang anzunehmen.

Die Art, wie nun nach Darwin's Angaben das Wachsthum des Stiels vor sich geht, scheint darauf hinzudeuten, dass der Stiel eine wesentlichere Rolle spielt. Er wächst nämlich sowohl in die Breite als auch in die Tiefe, d. h. in das Fleisch des Rochen hinein. Damit geht zugleich eine fortdauernde Vermehrung und Verlängerung der „Wurzeln“ vor sich, so dass die Befestigung immer gründlicher wird. Nehmen wir nun aber an, dass es möglich wurde, durch die sich immer mehr verdünnenden und weiter in dem Leibe des Rochens verzweigenden Wurzeln auch aus dem Blute oder aus den Gewebsflüssigkeiten, Fett etc. des Squalus einen Theil aufzunehmen und dem Stiele zuzuführen, so begreifen wir, dass die früheren Ernährungswerkzeuge sehr viel unwirksamer werden konnten, und doch das Leben des Thieres nicht in Frage stellten. Nehmen wir nun aber an, die neue Ernährungsweise verdränge die alte ganz und gar, — was wird dann die Folge in Bezug auf die Umgestaltung des Körpers sein?

Erstlich werden die Organe, welche die Nahrung bisher zuführten, mehr und mehr verschwinden, bis sie gänzlich fehlen. Also die Rankenfüsse, welche schon bei Anelasma deutlich rudimentär sind und blosse Säcke darstellen, werden auch als Säcke keinen Bestand behalten, sondern ganz wegfallen. Mit ihnen fällt auch der Körpertheil weg, welcher sie trug und die zu ihrer Bewegung nöthige Muskulatur enthielt.

Also der Postabdominaltheil bis nahe an die Brust wird wegfallen. Dieser Theil ward aber geschützt durch den Mantel und durch die Schale. Die Schale ist bereits bei Anelasma verschwunden, so wird im Fortgehen des Rückbildungsprocesses auch der Mantel, soweit er die Rankenfüsse und den sie tragenden Körpertheil umschloss, ebenfalls wegfallen. Die Oberlippe und die übrigen Mundtheile, nun ohne Function müssen dasselbe Schicksal erleiden, — ja sogar die Mundöffnung, welche ja keine Speise mehr empfängt und der ganze Vorderdarm, durch den keine Bissen mehr in den Mitteldarm gelangen, wird obliteriren und allmälig ganz verschwinden. Aber der Mitteldarm bleibt? Wollen wir consequent in der Auffassung des Rückbildungsprocesses sein, so müssen wir behaupten, auch er mitsammt dem Hinterdarm und After muss obliteriren und verschwinden. Dass aber auch alle Sinnesorgane, ja wohl das ganze Nervensystem verschwindet, ist hiernach zu vermuthen. Es bleibt also von dem ganzen Cirripeden nichts übrig als der Stiel mit den Geschlechtsorganen, umhüllt von der Haut. An diesem Ueberreste wird somit nur noch als einzige Oeffnung die Ausmündung der Eileiter sein. Wir erhalten somit als Endresultat einen sackförmigen Körper mit einer Auswurfsöffnung, aus welcher die Eier resp. jungen Larven an die Aussenwelt treten, in dessen Innerm wir die Eierstöcke, Hoden und diejenige Flüssigkeit treffen, welche durch die „Wurzeln“ aus dem Körper des Wohnthieres durch den Stiel in den sackförmigen Körper befördert wird. Da diese Flüssigkeit nun schon durch die Verdauungsthätigkeit des Squalus in durchaus assimilirbarer Beschaffenheit ist, so ist in der That jedes weitere Organ überflüssig und wir sind bei der vollendetsten Gestaltung eines Ectoparasiten angekommen.

Und das ist genau der Sachverhalt, den wir laut Fritz Müller's oben citirter Beschreibung beim *Lernaeodiscus* antreffen.

Aber so bemerkenswerth diese Verhältnisse auch an sich selbst sein mögen, und so interessant es ist, durch die An-

wendung genealogischer Forschungsmethode das morphologische Problem der merkwürdigen Organisation der Rhizocephalen lösen zu können, — so wichtig ist andrerseits in principieller Beziehung ein Factum aus der Entwicklung der Rhizocephalen, das ich gleich hieran schliessen will.

Fritz Müller bemerkt in dem zweiten Aufsatze*), welchen er der Betrachtung dieser ausserordentlichen Schmarotzer widmet, von der Naupliusform derselben unter Anderm Folgendes: „Im Gegensatze zu den jungen Rankenfüssern mit ihrem wohlentwickelten Darmrohre, mit den zahlreichen scharf geschiedenen Muskelbündeln der Füsse u. s. w. haben die jungen Wurzelkrebse ein weit unreiferes Aussehen. Verdauungswerkzeuge scheinen vollständig zu fehlen. Eine kleine, wie es scheint, rings geschlossene Höhlung, die dicht vor dem Schnabel gelegen ist, und bei einer neuen Art, *Peltogaster socialis*, durch die lebhafte dunkelgrüne Farbe ihres aus 10 bis 12 Kügelchen bestehenden Inhalts leicht in die Augen fällt, ist vielleicht als erste Anlage der später der Ernährung dienenden Theile zu betrachten. Die reichlichen Dotterreste, um die ich früher eine Hülle unterscheiden und als Darm deuten zu können meinte, liegen frei in der Leibeshöhle. Der Schnabel scheint ohne Mundöffnung zu sein, und ebensowenig ist ein After zu bemerken. Sicher nehmen die Thierchen keine feste Nahrung zu sich. Ebenso fehlen die von den Rankenfüssern wohl als Fresswerkzeuge benutzten Zacken, Haken und Dornen am Grunde der Füsse. Endlich ist das Hinterende nicht schwanzförmig angezogen und entbehrt des eigenthümlichen, stachelförmigen Fortsatzes.“

Fritz Müller betrachtet somit die Larven der Wurzelkrebse im Vergleich zu denen der Rankenfüsser als weit *unreifer*. Im Gegensatz dazu zwingt die hier vorgetragene Betrachtungsweise zu einer andern Auffassung. Wir haben es in

---

*) Die zweite Entwicklungsstufe der Wurzelkrebse. Arch. f. Naturg. XXIX. pg. 26.

dieser scheinbaren Unreife mit einem neuen eclatanten Beispiel der Verkürzung der Entwicklung zu thun, eine Verkürzung, die nur zum geringeren Theil an dem äussern Körperbau ersichtlich wird, die aber in dem Fehlen der gesammten Verdauungsorgane, die ja auch dem vollendeten Thiere fehlen, ein neues und höchst auffallendes Beispiel für den Satz liefert, *dass bei der Verkürzung der Entwicklung die äussere Haut der Larven am längsten erhalten bleibt*, ein Satz, der wohl noch von Bedeutung werden könnte bei Betrachtung der sogenannten Embryonalhüllen andrer Thierkreise. Die Wurzelkrebse sind offenbar — genealogisch verstanden — im Begriff, ihr frei lebendes Naupliusstadium zu unterdrücken, um sofort in dem Cyprisstadium das Ei zu verlassen. Ob vielleicht wie bei so vielen andern Krebsen und auch in dem von mir beschriebenen, so auffallenden Beispiele der *Pycnogoniden* es bereits Rhizocephalen giebt, die diese Unterdrückung des Naupliusstadiums und seine Reducirung auf eine blosse „innere Eihaut“ oder „Hüllmembran“, d. h. also eine wahre Larvenhaut durchgeführt haben, bleibt noch zu untersuchen. Keinenfalls aber dürfen wir in dem Nauplius der Wurzelkrebse einen ursprünglicheren Typus der Naupliusgestalt überhaupt erkennen. Wie bei dem sog. Nauplius der Ostracoden die zweiklappige Schale als ein in das Naupliusstadium hineingreifender Erwerb der geschlechtsreifen Cypriden zu erachten ist, so ist auch das Fehlen des Verdauungsrohres bei dem Nauplius der Wurzelkrebse als ein Anzeichen des näher an die Embryonal-Entwicklung heranrückenden *Peltogaster*- oder *Sacculina*-Zustandes anzusehen. — — —“ *)

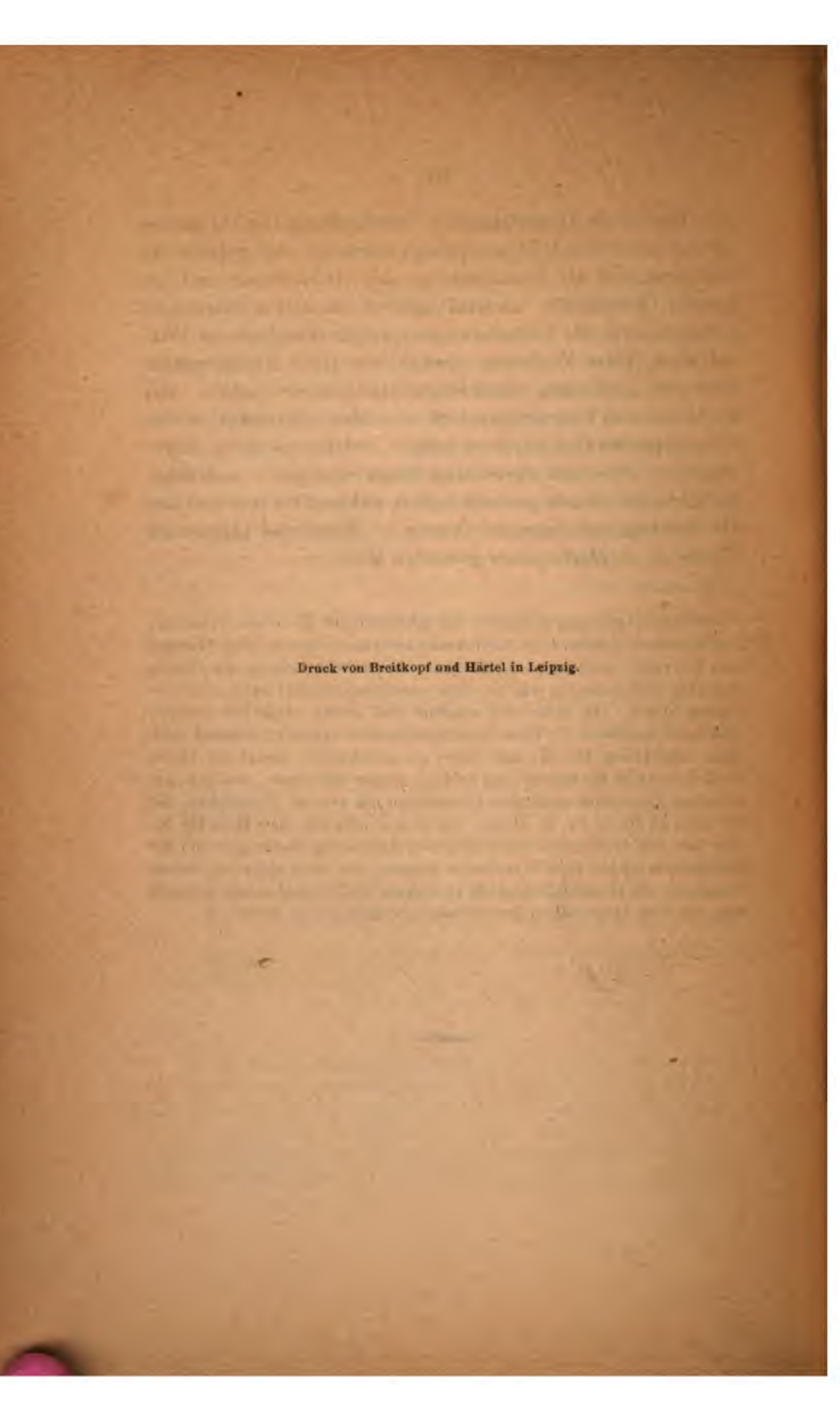
---

*) Wie man erkennen wird, stimmt diese Darstellung vollständig mit derjenigen überein, welche vor 2 Jahren von Herrn Dr. Kossmann beigebracht wurde, mit Ausnahme des Irrthums, den ich beging, den Mantel der Rhizocephalen als verschwunden anzusehen, während Dr. Kossmann nachweist, dass die beiden Blätter desselben völlig über der Bauchseite der Thiere verschmolzen sind. Zu dieser Uebereinstimmung scheint der Umstand

Bei dieser Darstellung der Umwandlung von Cirripeden zu den sonderbaren Rhizocephalen interessirt am meisten das Verschwinden der Mundöffnung, der Afteröffnung und des ganzen Darmcanals. Es wird dadurch ein starkes Praecedens festgestellt für die Veränderungen, welche innerhalb der Wirbelthiere, ihrer Vorfahren sowohl wie ihrer Nachkommen, nach der Auffassung dieser Schrift stattgefunden haben. Für die Lehre vom Functionswechsel ist es aber interessant, in den Rhizocephalen Geschöpfe zu sehen, welche aus ihren *Haftorganen* — Stiel und wurzelartige Verzweigungen — *nahrungsaufnehmende Organe* gemacht haben, während bei den Ascidien die *nahrungsaufnehmenden Organe* — Mund und Lippen der Fische — zu *Haftorganen* geworden sind. —

---

wesentlich beigetragen zu haben, dass ich Herrn Dr. K. in dem Wunsche, ihm bei seinen Arbeiten behülflich zu sein, nicht nur Untersuchungs-Material und Literatur, sondern auch die ganze theoretische Lösung des Rhizocephalen-Problems, so wie sie eben auseinandergesetzt ward, zur Verfügung stellte. Ich hatte mich während fünf Jahren vergeblich bemüht, *Anelasma squalicola* für Untersuchungszwecke zu erhalten, wendete mich aber, um Herrn Dr. K. das Thier zu verschaffen, direct an Herrn Prof. Lovén in Stockholm, der auch die grosse Güte hatte, von den drei zu seiner Disposition stehenden Exemplaren mir zwei zu übersenden, die ich dann an Herrn Dr. K. abtrat. So ward es möglich, dass Herr Dr. K. sich von den Irrthümern seiner früheren Auffassung überzeugen und die interessante kleine Schrift verfassen konnte, die oben citirt ist, deren Character als Habilitationsschrift es wahrscheinlich unthunlich gemacht hat, des eben dargestellten Sachverhalts ausführlicher zu gedenken.



Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

